EIGENSCHAFTEN DES GEHÖRS UND ANTWORTVERHALTEN AKUSTISCHER NEURONEN AUS DEM TORUS SEMICIRCULARIS DER ROTBAUCHUNKE (BOMBINA BOMBINA L.) UND DES GRASFROSCHES (RANA T. TEMPORARIA L., ANURA, AMPHIBIA) BEI REIZUNG MIT ARTIFIZIELLEN SIGNALEN UND ARTEIGENEN RUFEN

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

WOLFGANG WALKOWIAK
aus
OER-ERKENSCHWICK

BONN 1979

EIGENSCHAFTEN DES GEHÖRS UND ANTWORTVERHALTEN AKUSTISCHER NEURONEN AUS DEM TORUS SEMICIRCULARIS DER ROTBAUCHUNKE (BOMBINA BOMBINA L.) UND DES GRASFROSCHES (RANA T. TEMPORARIA L., ANURA, AMPHIBIA) BEI REIZUNG MIT ARTIFIZIELLEN SIGNALEN UND ARTEIGENEN RUFEN

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

WOLFGANG WALKOWIAK
aus
OER-ERKENSCHWICK

BONN 1979

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn

Referent: Professor Dr. H. Schneider
Korreferent: Privat-Dozent Dr. U. Schmidt

Druck: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Inhaltsverzeichnis

Seite

A. Einleitung 5

B. Material und Methode 8

I. Versuchstiere 8

II. Operation 9

III. Regulation der Körpertemperatur 9

IV. Reizung 10

V. Ableitung und Auswertung der Antwortpotentiale 15

1. Vielzellantworten 15
2. Einzelzellantworten 16

C. Ergebnisse 19

I. Hörleistung der Rotbauchunke 19

II. Einfluß der Temperatur auf die Hörleistung 22

1. Bombina bombina 22
2. Rana t. temporaria 24

III. Verhalten einzelner Neuronen des Torus semicircularis 26

1. Spontanaktivität 27
2. Neuronales Antwortverhalten 30
   a) Grundantworten 31
   b) Antwortmuster 33
3. Einfluß der Reizfrequenz 36
   a) Schwellenkurven 36
   b) Charakteristische Frequenzen und Zweiton-Interaktionen 39
   c) Reaktionsbreite 46
4. Einfluß der Reizintensität 47
   a) Reaktionsstärke 47
   b) Latenzzeit 52
   c) Beantwortung einer Änderung der Reizintensität 52

Seite

5. Optimale Impulsrate 54
6. Einfluß der Lateralität des Reizes 56
7. Reaktionen auf arteigene Rufe 60
a) Bombina bombina 60
b) Rana t. temporaria 64

D. Diskussion 71

E. Zusammenfassung 78

F. Literaturverzeichnis 80

A. Einleitung

Das Gehör der Amphibien ist seit einer Reihe von Jahren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen. Einen Überblick über dieses Forschungsgebiet gibt CAPRANICA(1976). Am besten untersucht ist das periphere Hörsystem. Durch Ableitung von Antworten einzelner Fasern des Hörnerven wiesen FRISHKOPF und GOLDSTEIN (1963) bei Rana catesbeiana zwei verschiedene Neuronenpopulationen nach: "simple units" mit Bestfrequenzen von 1000 bis 1500 Hz und "complex units", deren Bestfrequenzen zwischen 200 und 700 Hz liegen. Die complex units unterscheiden sich von den simple units dadurch, daß ihre Antwort auf einen exzitatorischen Ton durch Hinzufügen eines zweiten Tons höherer Frequenz und zumeist höherer Intensität unterdrückt werden kann. Simple units lassen sich nicht hemmen. Die Bestfrequenzen der beiden Neuronentypen decken sich mit den Energiemaxima der Paarungsrufe. FENG et al. (1975) wiesen nach, daß die simple units zur Papilla basilaris und die complex units zur Papilla amphibiorum ziehen. Zusätzlich fanden FENG et al. eine dritte Neuronengruppe mit Bestfrequenzen von 500-1000 Hz. Obwohl auch diese Neuronen die Papilla amphibiorum innervieren, beeinflußt ein gleichzeitig zum exzitatorischen Ton vorgespielter zweiter Ton anderer Frequenz nicht die Antworten dieser Zellen. Drei Neuronentypen kommen auch bei Rana pipiens (LIFF, 1969), Bufoniden (CAPRANICA und MOFFAT, 1974 a,b) und Hyliden (MOFFAT und CAPRANICA, 1974) vor. Die für mittlere Frequenzen sensitiven Neuronen scheinen jedoch Scaphiopus couchi, einer Art mit wenig differenziertem Tympanum, zu fehlen (CAPRANICA und MOFFAT, 1975). Wie bei Rana catesbeiana stimmen die Bestfrequenzen der Neuronen zumeist mit den Frequenzanteilen der arteigenen Rufe überein. Besonders eindrucksvoll ist dies beim Antillen-Pfeiffrosch, Eleutherodactylus coqui (NARINS und CAPRANICA, 1976).

Bei Untersuchungen am Nucleus dorsalis und der oberen Olive stand vor allem die Frage nach dem Einfluß der Lateralität des Reizes im Vordergrund (FENG et al., 1975; FENG und CAPRANICA, 1978). KAULEN et al. (1972) und BIBIKOV (1974a, 1977) untersuchten die Bedeutung der Reizlateralität an Elementen im Mittelhirn bei einer nicht näher beschriebenen südamerikanischen Art bzw. Rana ridibunda und Rana temporaria. Die ersten Ableitungen der Antworten einzelner Elemente aus dem Torus semicircularis führte POTTER (1965) an anästhesierten Ochsenfröschen durch. Eigenschaften von Elementen aus dem Torus des Grasfrosches beschrieb BIBIKOV (1974 b). Evoked potentials registrierten MUDREY et al. (1977) aus dem Nucleus posterocentralis des Thalamus, dem höchsten bisher bekannten Hörzentrum der Amphibien.

In jüngster Zeit zeigten HUBL et al. (1977), HUBL und SCHNEIDER (in Vorb.) und MOHNEKE und SCHNEIDER (in Vorb.) bei europäischen Anuren-Arten, daß die Körpertemperatur die Hörleistung in starkem Maße beeinflußt. Um die Kenntnis über den Einfluß der Temperatur zu erweitern, führte ich in der vorliegenden Arbeit entsprechende Untersuchungen an der Rotbauchunke und am Grasfrosch durch. Der Vergleich beider Arten bot sich an, da der Grasfrosch bei niedrigen Temperaturen (4-14,5° C) ruft (SCHNEIDER, 1973), denn die Paarungszeit beginnt schon Ende Februar und reicht bis Ende März. Die Rotbauchunke, deren Paarungszeit von April bis Juli dauert, ruft bei Temperaturen von 12,5 bis 34° C (LÖRCHER, 1969). Außerdem sollten diese Versuche Aufschluß darüber geben, bei welcher Temperatur die beiden Arten ihre optimale Hörleistung erreichen. Aussagen über die Eigenschaften des Gehörs der Rotbauchunke fehlten bisher. Aus diesem Grunde gingen den Temperaturexperimenten Versuche zur Bestimmung des Hörbereichs der Rotbauchunke voraus. Als Methode diente die Registrierung von Vielzellaktivitäten.

Bei den bisherigen Untersuchungen an Hörnerven und in höheren Stationen der Hörbahn dienten einfache akustische Signale als

Reize. Arbeiten an Froschlurchen, bei denen arteigene Rufe als Reize verwandt wurden, um Aussagen über Mechanismen der Verarbeitung dieser komplexen Signale zu ermöglichen, lagen bisher kaum vor. Das überrascht, da mit Sicherheit zahlreiche Anuren ihre Rufe zur intraspezifischen Kommunikation verwenden.

Über die Bedeutung der Frequenzanteile und der zeitlichen Struktur der Rufe bei der Erkennung der arteigenen Rufe geben die verhaltensphysiologischen Experimente von CAPRANICA (1965, 1966), GERHARDT (1974, 1978), LITTLEJOHN und WATSON (1974) sowie LOFTUS-HILLS und LITTLEJOHN (1971) Auskunft. Das Repertoire der Froschlurche umfaßt nur wenige Rufe pro Art. Wie die Untersuchungen an europäischen Arten zeigen, sind die Rufe artkonstant (HEINZMANN, 1970; LÖRCHER, 1969; LÖRCHER und SCHNEIDER, 1973; SCHNEIDER, 1966, 1973, 1977; WAHL, 1969; WEBER, 1974). Dadurch sind Anuren geeignete Versuchstiere, um die neuronalen Grundlagen der innerartlichen akustischen Kommunikation zu studieren.

Ein weiteres Ziel meiner Arbeit war es daher, das Antwortverhalten einzelner akustischer Neuronen aus dem Mittelhirn von Amphibien bei Reizung mit einfachen akustischen Reizen (Töne, weißes Rauschen) und komplexen Signalen (arteigene Rufe) zu testen. Auch für diese Untersuchungen bot sich ein Vergleich zwischen Grasfrosch und Rotbauchunke an, da das Rufrepertoire der beiden Arten gut untersucht ist (LÖRCHER, 1969; SCHNEIDER, 1973; BRZOSKA et al., 1977). Die Unke besitzt klanghafte, der Grasfrosch geräuschhafte Rufe, die zudem zeitlich wesentlich stärker strukturiert sind als die Rufe der Rotbauchunke. Außerdem ist das Mittelohr der Rotbauchunke reduziert (STADTMÜLLER, 1931), während das des Grasfrosches gut ausgebildet ist.

Herrn Professor Dr. H. Schneider danke ich für die freundliche Überlassung des Themas und die großzügige Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

B. Material und Methode

I. Versuchstiere

Den Hörbereich der Rotbauchunke bestimmte ich bei 10 Männchen und 9 Weibchen, deren Körperlänge, gemessen von der Schnauzenspitze bis zum Anus, im Mittel 40 mm bzw. 39 mm betrug. Die Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf die Hörleistung führte ich an 5 Männchen durch (Körperlänge $\bar{x}$ = 40 mm

Antworten einzelner Neuronen leitete ich bei insgesamt 30 Rotbauchunken ab. Bei 12 Tieren erfolgten die Untersuchungen im Winter, es handelte sich dabei um 9 Männchen und 3 Weibchen (Körperlänge $\bar{x}$ = 39 mm). Da die Tiere keine vollkommene Winterruhe hielten, andererseits jedoch weniger Aktivität als zur übrigen Jahreszeit zeigten, soll im folgenden im Zusammenhang mit den im Winter untersuchten Rotbauchunken von der Ruhezeit die Rede sein. Die übrigen 18 Rotbauchunken untersuchte ich zur Paarungszeit, wobei ausschließlich rufaktive Männchen zu den Experimenten herangezogen wurden (Körperlänge $\bar{x}$ = 38 mm).

Beim Grasfrosch dienten 3 Männchen und 2 Weibchen zur Ermittlung der Hörleistung in Abhängigkeit von der Körpertemperatur als Versuchstiere (Körperlänge $\bar{x}$ = 62 mm).

Das Antwortverhalten einzelner Elemente ermittelte ich bei 8 Grasfrosch-Männchen (Körperlänge $\bar{x}$ = 70 mm) sowie 4 Weibchen (Körperlänge $\bar{x}$ = 77 mm) im Sommer und bei 6 Männchen (Körperlänge $\bar{x}$ = 77 mm) während der Paarungszeit im Februar und März. Die zuletzt erwähnten Männchen waren beim Fang im Amplexus.

Die Körpertemperatur der Versuchstiere, soweit diese nicht für die Temperaturversuche verändert wurde, betrug 21° C ($\pm$ 1° C).

II. Operation

Für die Versuche wurden die Tiere durch Injektion einer 2 %igen Lösung von Succinyl-Asta(R) in den dorsalen, caudalen Lymphsack immobilisiert. Die Dosis betrug für den Grasfrosch 0,015 ml pro 10 g Körpergewicht, für die Rotbauchunke 0,075 ml pro 10 g Körpergewicht. Um die Haut feucht zu halten und um die Hautatmung zu gewährleisten, bedeckte ich die Tiere mit einer Lage feuchten Mulls.

Zur Freilegung des Tectum opticum entfernte ich die Kopfhaut von der Hinterkante der Augen bis zum Ansatz der Nackenmuskeln, bohrte eine etwa 2 mm große Öffnung in das Schädeldach und entfernte die über dem Mittelhirn liegenden Gehirnhäute. Einige Tropfen Paraffinöl schützten die Wunde vor Austrocknung.

III. Regulation der Körpertemperatur

Um den Einfluß der Temperatur auf das Gehör zu testen, bestimmte ich die Hörschwellen der zwei Arten bei vier verschiedenen Temperaturstufen, die für die Unke bei 10° C, 16° C, 22° C und 28° C lagen. Für den Grasfrosch wählte ich 5° C, 10° C, 15° C und 20° C, da die Männchen dieser Art bei niedrigeren Temperaturen rufen als die Rotbauchunken.

Zur Einstellung der jeweiligen Körpertemperatur befanden sich die Versuchstiere mit Ausnahme des Kopfes in einer mit Wasser gefüllten Wanne, die an einen Umlaufthermostaten angeschlossen war. Die Grasfrösche konnten jeweils eine Stunde, die kleineren Unken jeweils eine halbe Stunde an die entsprechenden Wassertemperaturen adaptieren. Die Wasser- und die Körpertemperatur überprüfte ich mit einem Telethermometer (Yellow Springs Instrument Co., Inc.; Model 44 TD). Die Bestimmung der Hörschwellen begann ich bei

einigen Tieren mit der untersten Temperaturstufe, bei anderen mit der höchsten.

IV. Reizung

Die Untersuchungen zur Hörleistung der Rotbauchunke fanden in einem mit Glaswolle schallschluckend ausgekleideten Faradaykäfig statt. Der Lautsprecher (Wilhelm Huber + Söhne OHG, WHD - B 130/19) war in einem Abstand von 50 cm vom Versuchstier angebracht. Bei den Temperaturversuchen befanden sich die Froschlurche in einem Faradaykäfig aus dünnem Drahtgeflecht, der in einem schallgedämpften Raum aufgestellt war. Der Lautsprecher stand in einer Entfernung von 100 cm vor dem Versuchstier.

Als Reize dienten 100 ms dauernde Töne mit einer Flankenanstiegs- und -abfallszeit von je 5 ms. Die Wiederholungsrate betrug 1 Reiz/1 s. Zur Festlegung des Schwellenschalldruckpegels (bezogen auf 2×10^{-4} dyn/cm^2) benutzte ich einen Meßverstärker (Brüel & Kjaer, Type 2606) mit einem Kondensatormikrophon (Brüel & Kjaer, Type 4133), das an die Stelle des Kopfes des Versuchstieres plaziert war. Weitere Angaben zur Reizgebung sind den Arbeiten von BRZOSKA et al. (1977) sowie HUBL et al. (1977) zu entnehmen.

Die Untersuchungen zum Antwortverhalten einzelner Neuronen führte ich ebenfalls in einem Faradaykäfig durch, dessen Wände schalldämpfend verkleidet waren. Der Aufbau der Reizapparatur ist in Abb. 1 schematisch dargestellt.
Die Reize bestanden aus in der Regel 500 ms dauernden Einzeltönen oder zwei kombinierten Tönen unterschiedlicher Frequenz und Intensität, 500 ms dauerndem weißen Rauschen (Intensität 70 oder 80 dB) und den arteigenen Rufen. Die Intensität der Rufe des Grasfrosches betrug 70 dB, die der Rotbauchunke 80 dB.

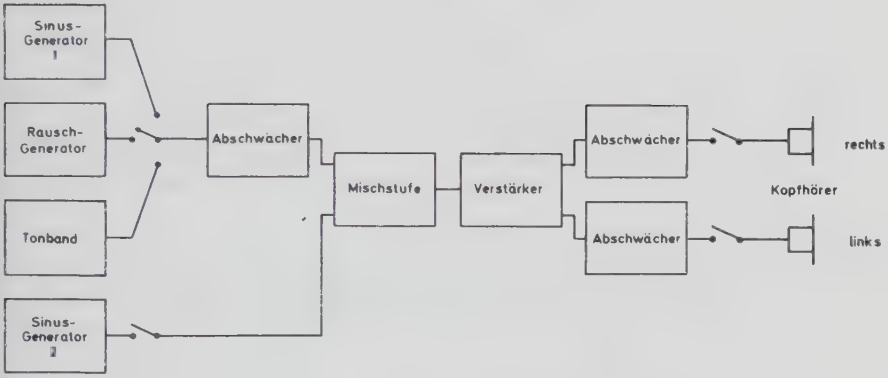

Abb. 1: Schematisches Schaltbild der Reizapparatur

Aus dem Rufrepertoire des Grasfrosches wählte ich die vier häufigsten Rufe aus (Abb. 2 a-d): den Paarungsruf (PR), den Revierruf (RR), den Befreiungsruf des Männchens (BR ♂) und den Befreiungsruf des Weibchens (BR ♀). Die wichtigsten Parameter der Rufe, die bei 12-14° C aufgenommen wurden, sind in der Tabelle 1 zusammengefaßt.

Tabelle 1: Parameter der Rufe von Rana t. temporaria

Ruftyp	Frequenzmaxima (Hz)	Impulsrate (Impulse/ s)	maximale Amplitude
PR	450, 1400	28	am Rufende
RR	450-600, 1100	33	in der Rufmitte
BR ♂	250, 1100	45	am Rufbeginn
BR ♀	1100	220	am Rufbeginn

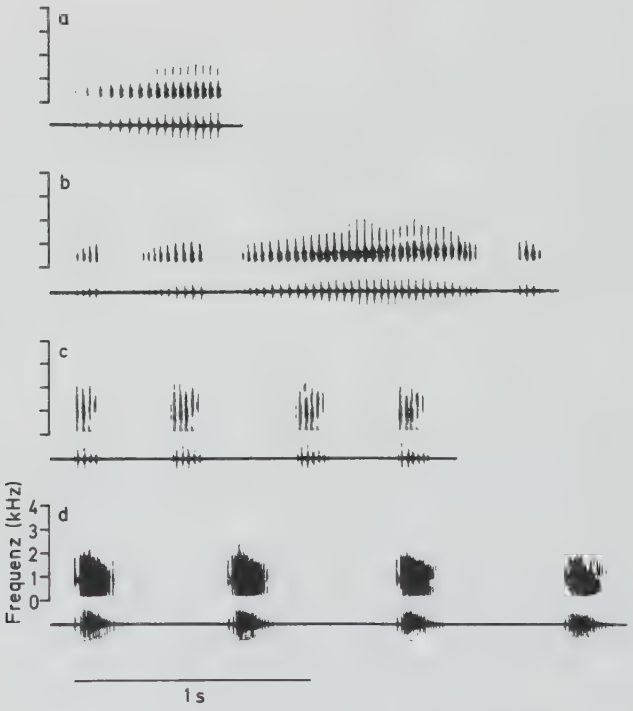

Abb. 2 a - d: Sonagramme und Oszillogramme der Rufe des Grasfrosches.

a) Paarungsruf
b) Revierruf
c) Befreiungsruf des Männchens
d) Befreiungsruf des Weibchens

Das Rufprogramm der Rotbauchunke (Abb. 3 a-c) bestand aus dem Paarungsruf (PR), dem Klammerungsruf (KR), dem Befreiungsruf 1. Ordnung (BR 1), dem Befreiungsruf 2. Ordnung (BR 2) und einem weiteren Ruftyp, den ich sowohl im Freiland als auch im Labor registrieren konnte. Die zeitliche Struktur ähnelt der des Befreiungsrufes 1. Ordnung, das Frequenzmaximum liegt jedoch bei 500 Hz. Diesen Ruf geben Männchen ab, die entweder von einem anderen, ein Weibchen suchenden Männchen oder während eines Kampfes vom Rivalen geklammert werden. Daher nenne ich diesen Ruf Befreiungsruf 3. Ordnung (BR 3). Die Tabelle 2 enthält einige der Rufparameter. Alle Rufe waren bei 20-22° C Wassertemperatur auf Band genommen worden.

Tabelle 2: Parameter der Rufe von Bombina bombina

Ruftyp	Frequenzmaxima (Hz)	Ruffolge (Rufe/s)	Rufdauer (ms)
PR	500	-	240
KR	600-700	-	250
BR 1	1300, 2000	4	50
BR 2	500, 1100	3	55
BR 3	500	5	60-90

Zur Erzeugung der Töne und des weißen Rauschens standen zwei Sinusgeneratoren (Wavetek, Model 136 VCG/VCA Generator) und ein Rauschgenerator (Brüel & Kjaer, Type 1405) zur Verfügung, die von einem Impulsgenerator (Hewlett Packard 8010 A) gesteuert wurden. Die Flankenanstiegs- und -abfallszeit dieser Reize betrug 10 ms, die Reize wurden alle 3 Sekunden angeboten. Die Frequenz der Töne kontrollierte ich mit einem Frequenzzähler (Eldorado, Model 1608). Die Rufe konnten vom Tonband (Revox 77 A) mit einer Wiederholungsrate von 1 Ruf bzw. 1 Ruffolge/5 s eingespielt werden. Ein Abschwächer (Hewlett Packard 350 D) mit einer

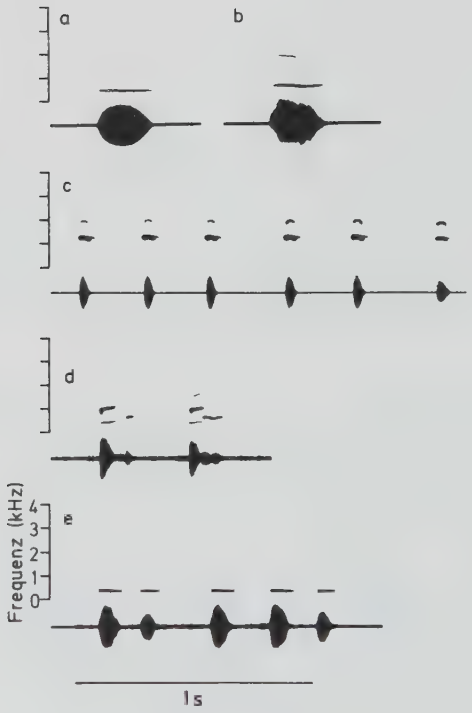

Abb. 3 a - e: Sonagramme und Oszillogramme der Rufe der Rotbauchunke.

a) Paarungsruf
b) Klammerungsruf
c) Befreiungsruf 1. Ordnung
d) Befreiungsruf 2. Ordnung
e) Befreiungsruf 3. Ordnung

Genauigkeit von bis zu 2 dB pro Stufe ermöglichte es, die Amplitude der beiden Sinusreize relativ zueinander zu verschieben, bevor sie in der Mischstufe addiert wurden. Die verstärkten Signale wurden den Versuchstieren über zwei Kopfhörer (TDH 38) oder einen Lautsprecher (Nagra, DSM Monitor) zugeführt. Zwischen den Verstärker (Marantz, Model 1060) und die Schallwandler waren zwei Abschwächer geschaltet, die die Reizamplitude festlegten. Bei Reizung mit den Kopfhörern konnte der Reiz wahlweise monaural - rechts oder links - oder binaural dargeboten werden. Die Kopfhörer waren in Gehäuse mit T-förmigen Tuben eingelassen. Bei den Grasfröschen umgab ein Ende eines solchen Tubus das Trommelfell, bei den Rotbauchunken, denen Mittelohrstrukturen fehlen, bedeckte es die Schulter- und Nackenregion. In Vorversuchen hatte sich bei Registrierung von Vielzellantworten die Beschallung dieses Gebietes als vorteilhaft erwiesen, da hier die Antworten erstaunlicherweise stärker waren als bei Beschallung des Kopfes im Bereich der Hörkapsel. Vaseline dichtete den Spalt zwischen Tubus und Tier ab. In das andere Ende des Tubus paßte ein Meßmikrophon, das der Kalibrierung der Schallreize diente*. Die Differenz des Schalldrucks an beiden Enden des Tubus betrug lediglich 0-2 dB. Zur Eichung des Lautsprechers lag das Meßmikrophon an der Stelle des Versuchstieres.

V. Ableitung und Auswertung der Antwortpotentiale

1. Vielzellantworten

Als Ableitelektroden dienten elektrolytisch angespitzte, mit Insl-X isolierte Wolframelektroden mit einem Wechselstromwiderstand von ca. 40 kOhm. Mittels eines Mikromanipulators und eines hydraulischen Motorvorschubs versenkte

*Für die Überlassung des Konstruktionsplanes für die Gehäuse danke ich Herrn Professor Dr. R.R. Capranica, Cornell University, Ithaca N. Y., USA.

ich die Elektroden unter optischer Kontrolle durch das Tectum opticum in den Torus semicircularis. Die vorverstärkten (Tektronix, Type 122) und gefilterten Signale (Krohn-Hite, Type 3323; 0,1-4,0 kHz) wurden auf dem Schirm eines Speicheroszillographen (Tektronix, Type 5103 N) dargestellt und mit Kopfhörern akustisch kontrolliert.

Als Hörschwelle definierte ich denjenigen Schalldruckpegel, der bei der jeweils getesteten Frequenz bei 50 % der Reize Antworten hervorrief. Die Frequenz variierte ich in 100 Hz-, 200 Hz- und 500 Hz-Schritten. Die Mitte lung der Schwellenwerte und die Berechnung der Standardabweichung erfolgte in dB.

2. Einzelzellantworten

Die Ableitung der Antworten einzelner akustischer Neuronen aus dem Torus semicircularis erfolgte extrazellulär mittels elektrolytgefüllter Mikrokapillaren (3M NaCl, 10-25 MOhm). Die Elektroden waren auf den Eingang des Meßkopfes eines Vorverstärkers (WPI Differential AC Preamplifier, Model DAM 5A) geschaltet. Nach Verstärkung und Filterung wurden die Aktionspotentiale auf dem Schirm des Speicheroszillographen sichtbar gemacht und mittels Kopfhörern akustisch verfolgt. Gleichzeitig wurden sie einem Frequenzzähler zugeführt, um ihre Anzahl pro Zeiteinheit zu ermitteln. Reize und Antworten wurden auf Band gespeichert, so daß sie später ausgewertet werden konnten.

Für die Auswertung wurden die Antworten auf 10 gleiche Reize in den Rechner (Nicolet, Model 1072 Instrument Computer) eingegeben, der die Antworten in ihrem Zeitverlauf erfaßte und in Form eines Peri-Stimulus-Time (PST)-Histogramms darstellte (Abb. 4). Die Dauer dieser Histogramme betrug bei Antworten auf Töne, Rauschen und die Rufe der Rotbauchunke 2500 ms. Sie waren in Zeitklassen von je 10 ms Dauer eingeteilt.

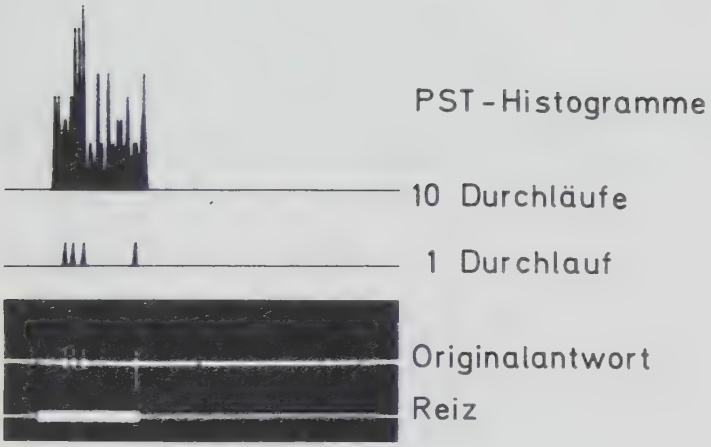

Abb. 4: Auswertung der Einzelzellantworten in Form eines Peri-Stimulus-Time (PST)-Histogramms

Die Dauer der PST-Histogramme für die Antworten auf die Rufe des Grasfrosches betrug 3000 ms bei einer Klassenbreite von ebenfalls 10 ms. Die Auswertung der PST-Histogramme ermöglichte die Bestimmung des Antwortmusters, der Reaktionsstärke und des Einflusses der Lateralität des Reizes.

Die Aktivität des ungereizten Neurons bestimmte ich am Frequenzzähler für den Zeitraum von 30 s. Die Spontanfrequenz eines Neurons ist als mittlere Entladungsrate pro Sekunde definiert.

Latenzzeit-Histogramme (500 ms Dauer, Klassenbreite 1 ms) stellten die Zeit zwischen Reizbeginn und Auftreten des ersten Antwortpotentials dar.

Zur Untersuchung der Impulsauflösung reizte ich bei einem Teil der Neuronen mit Reizserien unterschiedlicher Wiederholungsrate. Die Intensität der Impulse, die eine Dauer von zumeist 20 ms aufwiesen (Anstiegs- und Abfallsflanke je 10 ms), betrug bei Versuchen mit dem Grasfrosch 70 dB, bei Versuchen mit der Rotbauchunke 80 dB. Als beste Impulsrate definierte ich die Reizfolge, bei der die meisten Aktionspotentiale pro Sekunde auftraten.

C. Ergebnisse

I. Hörleistung der Rotbauchunke

Die Audiogramme von Männchen und Weibchen der Rotbauchunke unterschieden sich nicht signifikant (Abb. 5 a, b). Bei der Hälfte der Tiere reichte der Hörbereich bis 2500 Hz. Einige Rotbauchunken nahmen jedoch Töne mit Frequenzen von 2400 Hz bei der erreichbaren Reizintensität nicht mehr wahr, andere hörten noch Töne bis 3000 Hz.

Die Hörkurven zeigten einen recht flachen Verlauf. Die größte Empfindlichkeit wiesen die Rotbauchunken im tiefen Frequenzbereich zwischen 200 und 450 Hz auf. Der geringste Schalldruckpegel, bei dem ich noch eine neuronale Antwort messen konnte, betrug bei einem Männchen 38 dB. Etwas geringer war zumeist die Empfindlichkeit im mittleren und hohen Frequenzbereich, außerdem streuten die Bestfrequenzen hier stärker als im tiefen Frequenzbereich. Eine Reihe von Audiogrammen wies oberhalb von 600 Hz zwei Schwellenabsenkungen auf. Die erste lag im Bereich von 700-900 Hz, während die zweite bei 1200-1500 Hz, in einem Audiogramm bei 1700 Hz ausgeprägt war. Zuweilen fehlte eine der beiden Schwellenerniedrigungen, so daß die Bestfrequenzen im mittleren und hohen Frequenzband entweder bei 700-900 Hz oder bei 1200-1500 Hz lagen. Oberhalb von 1500-1700 Hz waren zunehmend größere Reizintensitäten aufzuwenden, um Antworten zu erhalten.

Die Latenzzeit der Vielzellantwort variierte mit dem Schalldruckpegel. Im Schwellenbereich betrug sie bis zu 40 ms, während bei höheren Intensitäten die Potentiale bereits nach 15 ms auftraten. Neben dem Schalldruck beeinflußte auch die Reizfrequenz die Latenzzeit. Bei tiefen Frequenzen, das heißt von 100-300 Hz, zum Teil bis 500 Hz, war die Latenz deutlich größer als bei den höheren Frequenzen.

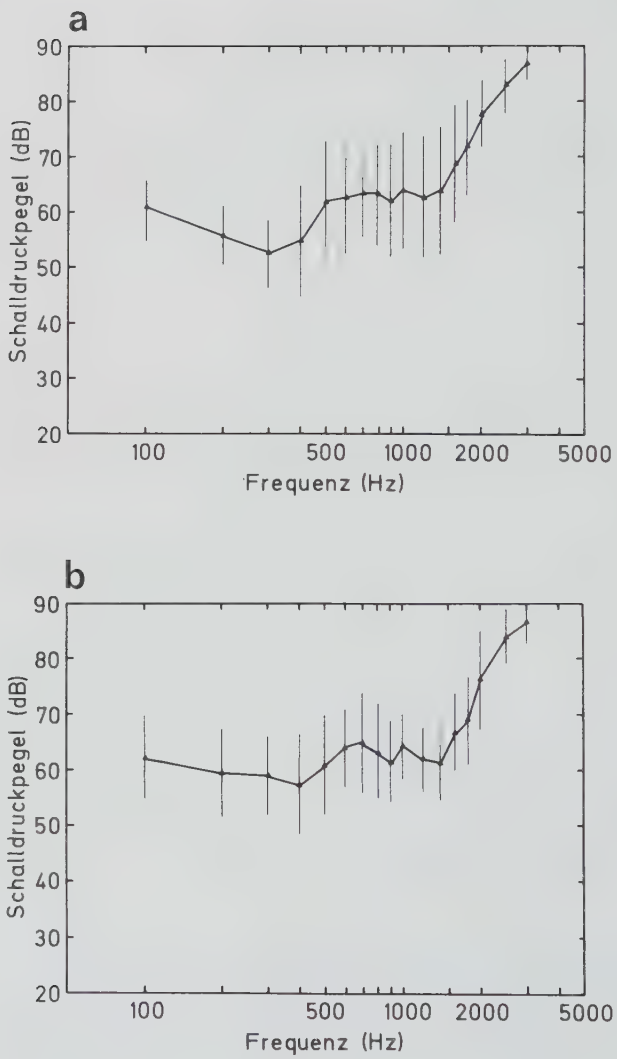

Abb. 5a u. b: Gemittelte Audiogramme der Rotbauchunke bei 21° C. Die senkrechten Striche geben die Standardabweichung an. a) Männchen, b) Weibchen

Die Empfindlichkeit der Unke gegenüber Erschütterungen war höher als die für Schallreize. Selbst bei sehr schwachen Vibrationsreizen (Tippen mit der Fingerkuppe auf den Versuchstisch) traten erheblich mehr Impulse auf als nach lautem Händeklatschen oder einem überschwelligen Sinusreiz. In ihrem Erscheinungsbild glichen sich die Antworten auf Sinusreize mit niedriger Frequenz und die Antworten auf Vibrationsreize.

II. Einfluß der Temperatur auf die Hörleistung

1. Bombina bombina

Die in dieser Versuchsserie bei 22° C ermittelten Hörschwellen deckten sich im mittleren und hohen Frequenzbereich mit den zuvor beschriebenen Audiogrammen. Im tiefen Frequenzbereich bis etwa 400 Hz fielen jedoch Differenzen von im Mittel bis zu 10 dB auf.

Das bei 10° C gemessene und gemittelte Audiogramm wies bei 300 Hz, 700-800 Hz und bei 1200-1400 Hz Schwellenerniedrigungen auf, die auch bei höheren Temperaturen auftraten (Abb. 6). Bei 16-28° C war die 300 Hz-Absenkung jedoch nach 400 Hz verschoben, das Empfindlichkeitsmaximum des mittleren Frequenzbandes lag bei 16° C bei 800 Hz, bei 22° C und 28° C dann bei 800-900 Hz. Gleichzeitig verringerten sich die Schwellenwerte. Der größte Sprung fand bei der Erhöhung der Temperatur von 10° C auf 16° C statt. Etwas geringer war die Verbesserung der Hörleistung bei der Erhöhung der Temperatur um weitere 6° C auf 22° C. Auch bei 28° C waren die Hörschwellen noch einmal, allerdings nur geringfügig abgesenkt. Im hohen Frequenzbereich blieben die Bestfrequenzen bei allen getesteten Temperaturstufen konstant. Der Hörbereich einiger Rotbauchunken erweiterte sich bei einer Erhöhung der Temperatur von 10° auf 22° C. Bei einem Tier lag die obere Hörgrenze bei 16° C um 200 Hz und bei 22° C um 300 Hz höher als bei 10° C. Den Einfluß der Temperatur verdeutlicht die Abb. 7. Am stärksten wirkten sich Temperaturverschiebungen zwischen 400 und 1000 Hz aus, wo Temperaturerhöhungen Hörverbesserungen von im Mittel 12 dB, im Extremfall von 16 dB bewirkten. Ein Einschnitt bei 700 Hz trennte die beiden Maxima bei 400 und 900 Hz. Von 100-300 Hz und oberhalb 1000 Hz war der Temperatureinfluß schwächer, die Differenzen betrugen im Mittel 3-6 dB.

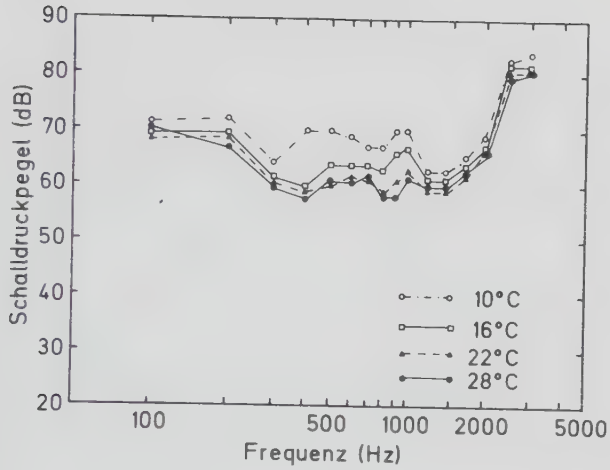

Abb. 6: Audiogramme der Rotbauchunke bei 10° C, 16° C, 22° C und 28° C

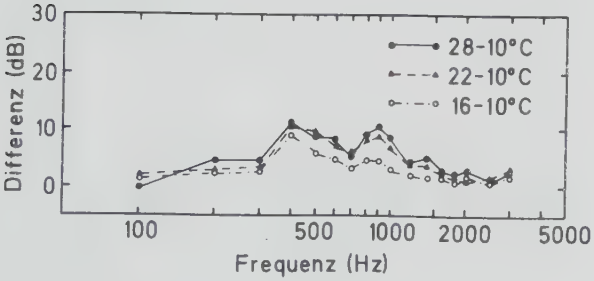

Abb. 7: Differenzkurven der bei verschiedenen Temperaturstufen bestimmten Audiogramme der Rotbauchunke (bezogen auf das 10° C-Audiogramm)

2. Rana t. temporaria

In Abb. 8 sind die gemittelten Hörkurven des Grasfrosches für die einzelnen Temperaturstufen dargestellt. Bei 5° C vergrößerte sich die Empfindlichkeit des Gehörs von 200 Hz bis 1400 Hz kontinuierlich. Oberhalb dieser Frequenz stiegen die Schwellen wieder an. Die Form der Audiogramme bei höheren Temperaturwerten entsprach bei Frequenzen oberhalb 1000 Hz der 5° C-Kurve, zwischen 1000 und 1400 Hz ließen sich allerdings Schwellenerniedrigungen feststellen. Unterhalb von 1000 Hz traten größere Unterschiede auf. Bereits bei 10° C war eine Absenkung der Hörschwellen deutlich feststellbar. Auch die Erhöhung der Temperatur auf 15° C hatte eine starke Verbesserung der Hörleistung in diesem Frequenzbereich zur Folge. Die 20° C-Schwelle glich der bei 15° C gemessenen Hörkurve, geringe Hörverbesserungen traten aber auch bei diesem Temperatursprung auf. Die Temperaturerhöhung von 5° auf 15° C bewirkte eine Verschiebung der Hörgrenze um bis zu 500 Hz. Wie Abb. 9 zeigt, war der Einfluß der Temperatur im Bereich von 200-400 Hz am größten. Hier reichte eine Erhöhung von 5° C auf 15° C aus, um eine Verbesserung der Empfindlichkeit bis zu 20 dB zu bewirken. Bei 500-800 Hz bedingte diese Temperaturdifferenz immerhin noch Unterschiede von 10-15 dB. Oberhalb 900 Hz traten wie bei der Unke nur noch Differenzen von maximal 6 dB auf.

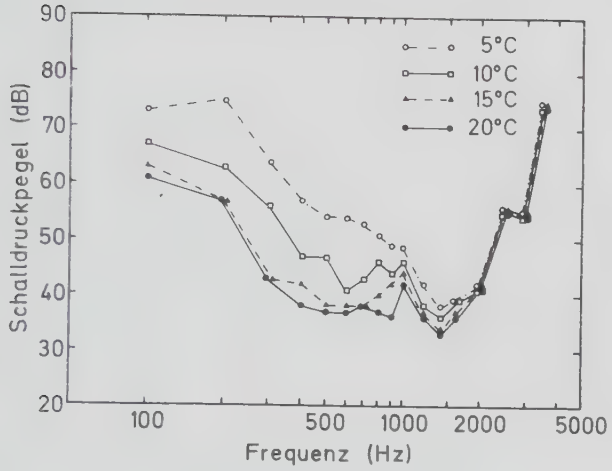

Abb. 8: Audiogramme des Grasfrosches bei 5° C, 10° C, 15° C und 20° C

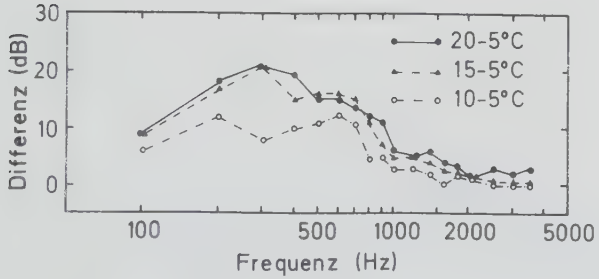

Abb. 9: Differenzkurven der bei verschiedenen Temperaturstufen bestimmten Audiogramme des Grasfrosches (bezogen auf das 5° C-Audiogramm)

III. Verhalten einzelner Neuronen des Torus semicircularis

Insgesamt gelangten 255 akustische Neuronen der Rotbauchunke und 285 akustische Neuronen des Grasfrosches zur Auswertung. 68 Neuronen der Rotbauchunke untersuchte ich zur Ruhezeit im Winter mit den Kopfhörern, das Antwortverhalten von 7 Neuronen registrierte ich bei einem rufaktiven Männchen, das ebenfalls über Kopfhörer beschallt wurde. Da bei Reizung mit dem geschlossenen System bei der Rotbauchunke keine Hochton-Neuronen auftraten (die Öffnungen der Kopfhörertuben befanden sich über der Schulter- bzw. Nackenregion), benutzte ich bei 180 Neuronen den Lautsprecher als Schallwandler. Diese Versuche fanden während der Paarungszeit statt.

Zwischen den Ableitungen im Winter und denen zur Paarungszeit im Sommer ergab sich folgender Unterschied: Die Anzahl der Neuronen pro Versuch betrug bei den Winter-Tieren im Durchschnitt 5,2, bei den rufaktiven Männchen 10,5. Die Versuchsdauer war mit je 6-7 Stunden gleich. Die Neuronen des Grasfrosches stammten aus zwei Versuchsserien: 200 untersuchte ich bei den Sommer-Tieren, 85 bei den paarungsbereiten Männchen. In der ersten Gruppe konnte ich durchschnittlich 10,5 Elemente pro Versuch isolieren; die Dauer eines Versuchs betrug 6-7 Stunden. Während der verhältnismäßig kurzen Paarungszeit dauerte ein Versuch 8-9 Stunden, dadurch erhöhte sich die Rate der Neuronen pro Versuch auf 14,2.

Bei beiden Arten traten Neuronen auf, die ausschließlich Töne oder Rauschen beantworteten. Außerdem fanden sich auch Elemente, die sowohl auf akustische Reize als auch auf Vibrationsreize mit einer Erhöhung der Entladungsrate reagierten. Bei einigen wenigen Zellen wirkten Vibrationsreize exzitatorisch, Schallreize inhibitorisch. Weitere zum Teil spontanaktive Zellen, die ausschließlich vibra-

tionsempfindlich waren oder keine der beiden Reizarten beantworteten, sind in der vorliegenden Untersuchung nicht erfaßt.

1. Spontanaktivität

Eine Reihe von akustischen Neuronen des Torus semicircularis zeigte Spontanentladungen. Beim Grasfrosch war der Anteil größer als bei der Rotbauchunke (s. Tabelle 3). Zwischen den zur Paarungszeit und den im Sommer untersuchten Neuronen des Grasfrosches traten verhältnismäßig geringe Unterschiede auf. Bei der Unke erhöhte sich der Anteil der spontanaktiven Neuronen zur Paarungszeit von 36,4 % (im Winter) auf 50,3 %.

Tabelle 3: Spontanaktivität akustischer Neuronen des Torus semicircularis

	Rotbauchunke		Grasfrosch	
	spontan-aktiv	nicht spontanaktiv	spontan-aktiv	nicht spontanaktiv
Ruhezeit	24 = 36,4 %	42 = 65,6 %	-	-
Sommer	-	-	116 = 70,9 %	52 = 29,1 %
Paarungszeit	84 = 50,3 %	83 = 49,7 %	42 = 59,2 %	29 = 40,8 %

Die spontanen Entladungsraten lagen zwischen 0,1 und 15,3 Impulsen/s. Sowohl bei der Rotbauchunke (Paarungszeit) als auch beim Grasfrosch (Sommer + Paarungszeit) weisen die Histogramme der Häufigkeitsverteilung mehrere Maxima auf (Abb. 10 a; 11 a, b). Beim Grasfrosch war ein Teil der Neuronen im Sommer nur schwach aktiv (bis 0,6 Impulse/s), das Maximum lag bei 0,1 Impulsen/s. Der andere Teil wies zwei Maxima auf, eins zwischen 2 und 4 Impulsen/s und ein weiteres bei 8-10 Impulsen/s. Diese Aufteilung in Ele-

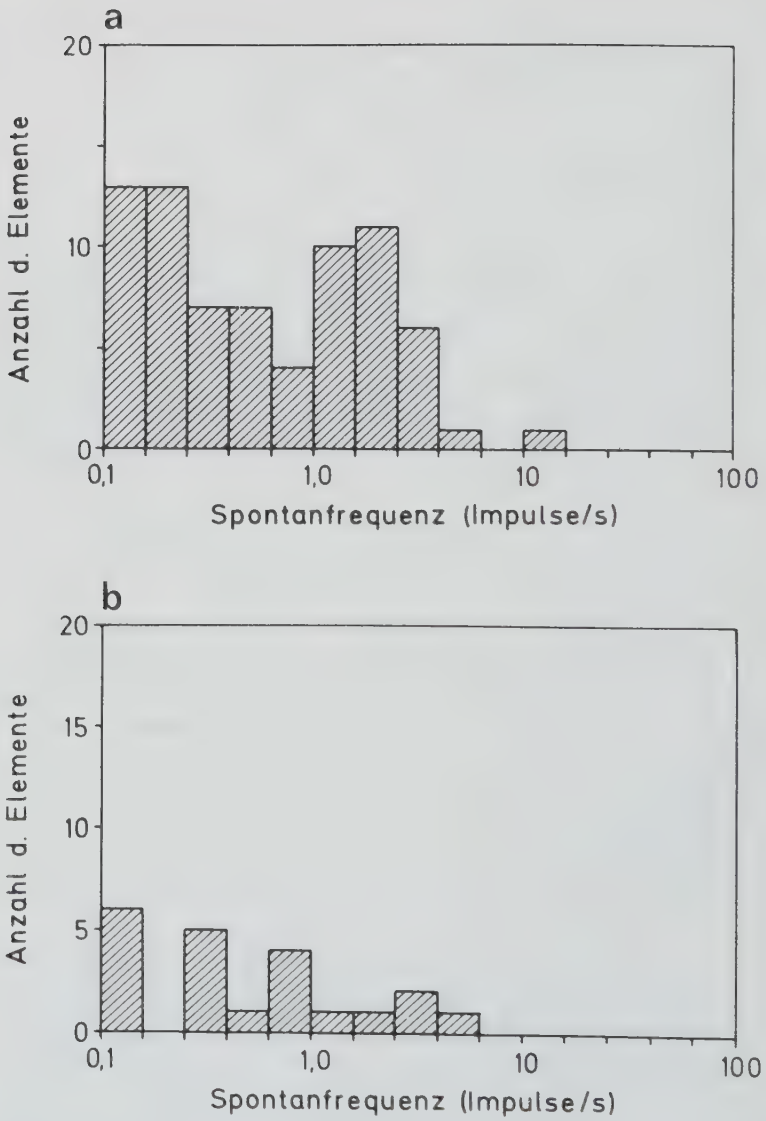

Abb. 10 a u. b: Verteilung der Spontanfrequenzen von 73 Elementen der Rotbauchunke während der Paarungszeit (a) und von 21 Elementen während der Ruhezeit (b)

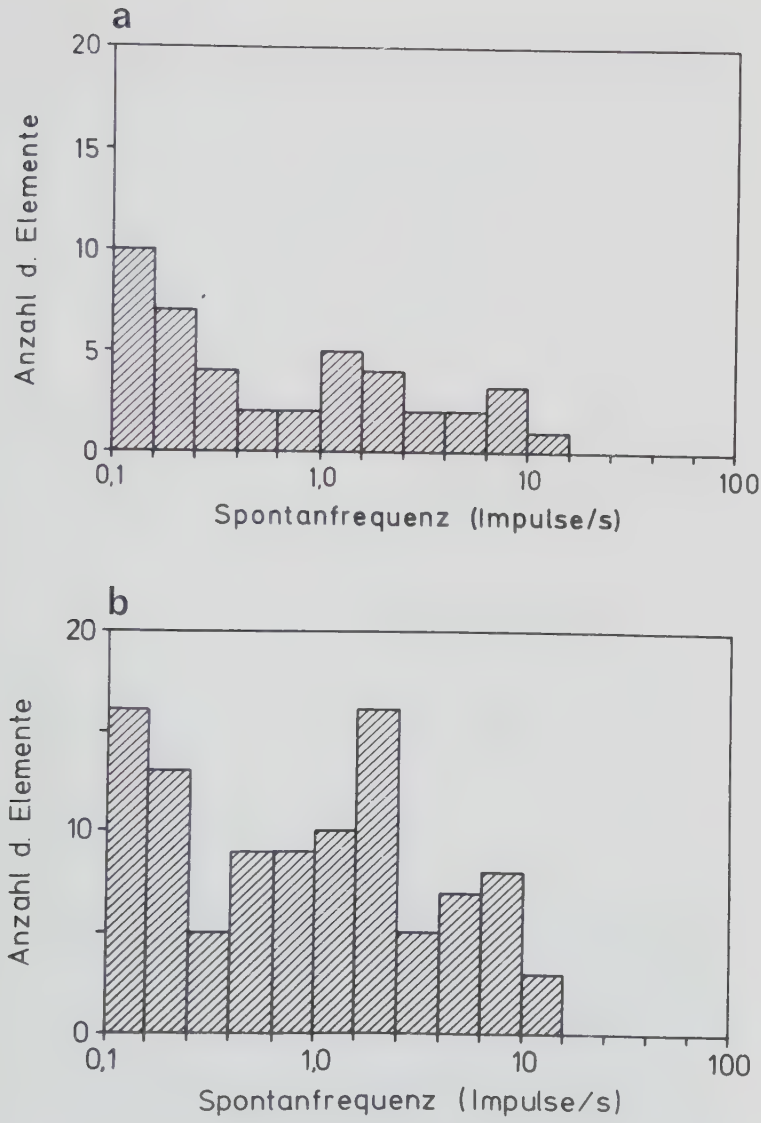

Abb. 11 a u. b: Verteilung der Spontanfrequenzen von 42 Elementen des Grasfrosches während der Paarungszeit (a) und von 143 Elementen im Sommer (b)

mente mit starker und schwacher Spontanaktivität ergab sich auch bei den zur Paarungszeit untersuchten Neuronen.

Deutliche Gipfel ließen sich bei der Rotbauchunke nur zur Paarungszeit feststellen. Die weniger spontanaktiven Neuronen hatten ihr Maximum bei 0,1-0,4 Impulsen/s, die übrigen Neuronen besaßen zumeist Spontanfrequenzen von 1-4 Impulsen/s. In der Ruhezeit nahm neben der Zahl der spontanaktiven Zellen auch die Spontanfrequenz ab. Die höchste beobachtete Entladungsrate betrug in dieser Jahreszeit 8 Impulse/s (Abb. 10 b).

Zwischen der besten exzitatorischen Frequenz und der Spontanfrequenz ergab sich kein Zusammenhang. Es entstand jedoch der Eindruck, daß solche Elemente, deren Spontanaktivität durch einen akustischen Reiz unterdrückt wurde, besonders hohe Entladungsraten im ungereizten Zustand aufwiesen.

2. Neuronales Antwortverhalten

Zur Bestimmung des neuronalen Antwortverhaltens reizte ich binaural mit 500 ms dauernden Tönen der charakteristischen Frequenz, das heißt mit der besten exzitatorischen oder der besten inhibitorischen Frequenz; die Intensität lag in der Regel 20 dB über der Reizschwelle. Da aber beim Grasfrosch 63,3 % und bei der Rotbauchunke sogar 88,1 % der Elemente nicht nur eine Frequenz beantworteten, sondern Zweiton-Interaktionen oder getrennte Reaktionsräume oder mehrere Schwellenerniedrigungen aufwiesen, benutzte ich zusätzlich als konstanten Reiz binaural dargebotenes weißes Rauschen von 500 ms Dauer; die Intensität betrug beim Grasfrosch 70 dB, bei der Rotbauchunke 80 dB.

Die folgende Tabelle gibt den Anteil der Neuronen an, die den Rauschreiz oder einen Sinusreiz beantworteten.

Tabelle 4: Beantwortungshäufigkeit akustischer Neuronen bei Reizung mit weißem Rauschen und Tönen

	Rauschreiz	Sinusreiz
Bombina bombina (Ruhezeit)	57,1 %	98,6 %
" (Paarungszeit)	68,2 %	89,3 %
Rana temporaria (Sommer)	85,6 %	90,2 %
" (Paarungszeit)	63,1 %	89,3 %

Ein einzelner Dauerton wurde von etwa 90 % der Elemente beantwortet. In der Ruhezeit lag der Anteil bei der Rotbauchunke sogar bei 98,6 %. Nur 57-68 % der Neuronen reagierten auf weißes Rauschen. Beim Grasfrosch betrug der Prozentsatz im Sommer allerdings 85,6 %. Ein Teil der restlichen Zellen verrechnete die verschiedenen Frequenzanteile des Rauschens offensichtlich derart, daß keine sichtbare Erhöhung oder Erniedrigung der Entladungsrate resultierte. Bei anderen Neuronen lag die Schwelle für Töne bereits über der Intensität des Rauschens.

a) Grundantworten

Die Antworten der Neuronen, die Reaktionen auf Rauschen oder Töne zeigten, ließen sich in sechs Grundantworten differenzieren, in eine phasische on- bzw. off-Antwort sowie eine tonische Antwort, die jeweils als Aktivierung oder Hemmung auftraten. Die Häufigkeiten, mit denen diese Antworten auftraten, sind in Tabelle 5 zusammengefaßt.

Es zeigte sich, daß bei Reizung mit weißem Rauschen sowohl bei der Rotbauchunke als auch beim Grasfrosch stets tonische Antwortteile deutlich überwogen, während bei Reizung mit Tönen tonische und phasische Antwortteile etwa gleich

Tabelle 5: Häufigkeit des Auftretens der Grundantworten in Prozent

	Bombina bombina				Rana temporaria			
	Ruhezeit		Paarungszeit		Sommer		Paarungszeit	
	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus
on-Aktivierung	47,5	68,5	45,0	73,0	59,1	70,8	46,3	64,0
on-Hemmung	0	1,4	0,8	4,5	0,7	3,5	1,9	4,0
tonische Aktivierung	75,0	72,6	73,3	51,6	83,1	69,0	68,5	61,3
tonische Hemmung	7,5	5,5	2,5	3,1	3,9	5,8	11,1	9,3
off-Aktivierung	3,5	1,4	1,6	2,5	2,5	7,0	1,9	4,0
off-Hemmung	0	0	2,5	3,7	3,9	4,8	3,7	5,3

oft auftraten. Außerdem wurden die Neuronen etwa 15 mal häufiger durch einen Schallreiz aktiviert als gehemmt. Es gilt allerdings zu bedenken, daß der Anteil der hemmbaren Neuronen aufgrund der im Vergleich zu anderen Vertebraten geringen Spontanaktivität der Amphibienneuronen nur unvollständig erfaßt wurde. Außerdem wurden bei Neuronen mit geteilten Reaktionsarealen nur der exzitatorische Bereich berücksichtigt, da dieser niedrigere Schwellenwerte besaß. Bei Einbeziehung des inhibitorischen Areals hätte sich der Anteil der tonischen Hemmung und der off-Aktivierung geringfügig erhöht.

b) Antwortmuster

Bei etwa einem Viertel bis der Hälfte der Neuronen bildeten mehrere Grundantworten gemeinsam eine Reaktion, die als Antwortmuster bezeichnet wird. Bei Sinusreizen traten solche Kombinationen stets zahlreicher auf als beim Rauschreiz. Die Häufigkeiten der Antwortmuster sind der Tabelle 6 zu entnehmen. Mit durchschnittlich 41,6 % bildeten bei Sinusreizen phasische und tonische Grundantworten gemeinsam die häufigste Antwortform. Dabei überwog die aus einer starken on-Aktivierung und einer tonischen Aktivierung zusammengesetzte Antwort (Abb. 12 a). Zuweilen wurden beide Antwortteile durch eine on-Hemmung, die sogenannte "silent period" getrennt. Außerdem trat bei einigen Elementen eine off-Hemmung auf. Die zweite aus phasischen und tonischen Anteilen zusammengesetzte Form des Antwortmusters ist in Abb. 12 b dargestellt. Es handelt sich dabei um eine tonische Hemmung, die von einer off-Aktivierung gefolgt wird. Bei Reizung mit Rauschen übertrafen mit durchschnittlich 48,4 % rein tonische Antworten die zusammengesetzten Antworten (33,5 %). Wie auch bei Reizung mit Tönen bestand die tonische Antwort wesentlich häufiger aus einer Aktivierung (Abb. 12 c) als aus einer Hemmung (Abb. 12 d). Bei Reizung mit Tönen zeigten nur 27,8 % der Elemente rein tonische Antworten.

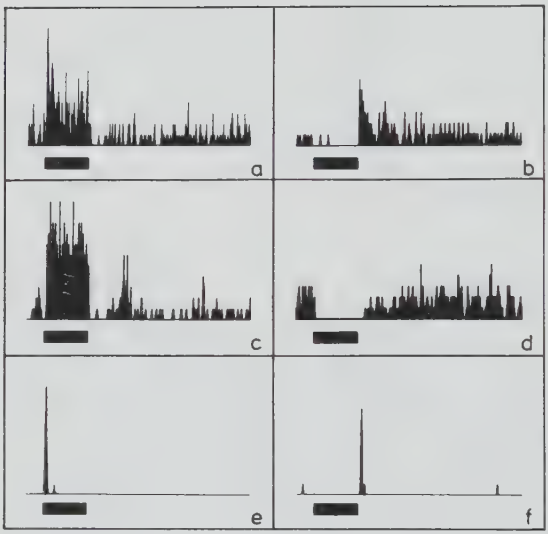

Abb. 12 a-f: Antwortmuster akustischer Neuronen aus dem Torus semicircularis. Der Reiz ist durch den schwarzen Balken dargestellt.

Mit rein phasischen Antworten reagierten durchschnittlich 18,1 % der Zellen auf Rauschen und durchschnittlich 30,5 % auf Töne. Diese Antworten bestanden zumeist aus einer on-Aktivierung (Abb. 12 e), selten aus einer off-Aktivierung (Abb. 12 f). Nur sehr wenige Neuronen kombinierten beide Grundantworten (s. Tabelle 6).

Tabelle 6: Häufigkeit des Auftretens der Antwortmuster in Prozent

	Bombina bombina				Rana temporaria			
	Ruhezeit		Paarungszeit		Sommer		Paarungszeit	
	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus	Rauschen	Sinus
on-Aktivierung	15,0	21,9	22,5	42,8	12,3	23,3	18,5	26,7
tonische Aktivierung	45,0	26,0	50,8	22,0	36,4	22,1	40,7	25,3
on-Aktivierung + on-Hemmung + tonische Aktivierung + off-Aktivierung	32,5	46,6	22,5	29,6	46,8	46,9	27,8	36,0
tonische Hemmung	5,0	4,1	2,5	3,1	1,9	0,6	11,1	8,0
off-Aktivierung	0	0	1,7	1,9	0,6	1,2	1,9	1,3
tonische Hemmung + off-Aktivierung	2,5	1,4	0	0	1,9	5,2	0	1,3
on-Aktivierung + off-Aktivierung	0	0	0	0,6	0	0,6	0	1,3
Anzahl der untersuchten Elemente	40	73	120	159	154	172	54	75

3. Einfluß der Reizfrequenz

Um zu ermitteln, inwieweit die am Hörnerven anderer Anurenarten feststellbare Aufteilung der Faserpopulation in Tiefton-Neuronen mit Zweiton-Unterdrückung und Mittel- und Hochton-Neuronen ohne Zweiton-Unterdrückung auch im Torus semicircularis der Rotbauchunke und des Grasfrosches auftritt, testete ich nach der Bestimmung der Schwellenkurve des jeweiligen Neurons die Möglichkeit einer Zweiton-Interaktion. Von höheren Stationen der Hörbahn anderer Vertebraten ist Zweiton-Hemmung auf neuronaler Basis bekannt. Das Auftreten von Latenzen bei der Zweiton-Hemmung sowie die Hemmung einer Antwort durch einen zweiten Ton mit sehr viel geringerer Intensität (bis zu - 30 dB) zeigen, daß im Torus Zweiton-Interaktionen auch auf neuronalen Mechanismen beruhen. Da sich Zweiton-Unterdrückung und Zweiton-Hemmung im Torus nicht voneinander unterscheiden lassen, soll im folgenden nur der Ausdruck "Hemmung" verwendet werden. Die Auftrennung der Neuronen in Elemente mit Hochton-Hemmung und solche ohne Hochton-Hemmung erwies sich als eine praktikable Möglichkeit, die Anzahl der Tiefton-Neuronen annäherungsweise zu erfassen.

Bei der Bestimmung der besten inhibitorischen Frequenz (BIF) und des dazugehörigen Hemmbereichs reizte ich jeweils mit der besten exzitatorischen Frequenz (BEF). Die Intensität des exzitatorischen Tones lag 10 dB über der Schwelle. Die Frequenz und die Intensität des inhibitorischen Tones variierte ich soweit, daß die Antwort vollkommen unterdrückt wurde. Die Verbindungslinie der auf diese Weise gewonnenen Grenzwerte umschreibt das Hemmfeld eines Neurons.

a) Schwellenkurven

Etwa 97 % der für Sinusreize sensitiven Neuronen besaßen eine zusammenhängende Schwellenkurve, die zumeist einen V-förmigen Verlauf zeigte und eine einzige charakteristische Frequenz aufwies (Abb. 13 a und b). Bei beiden

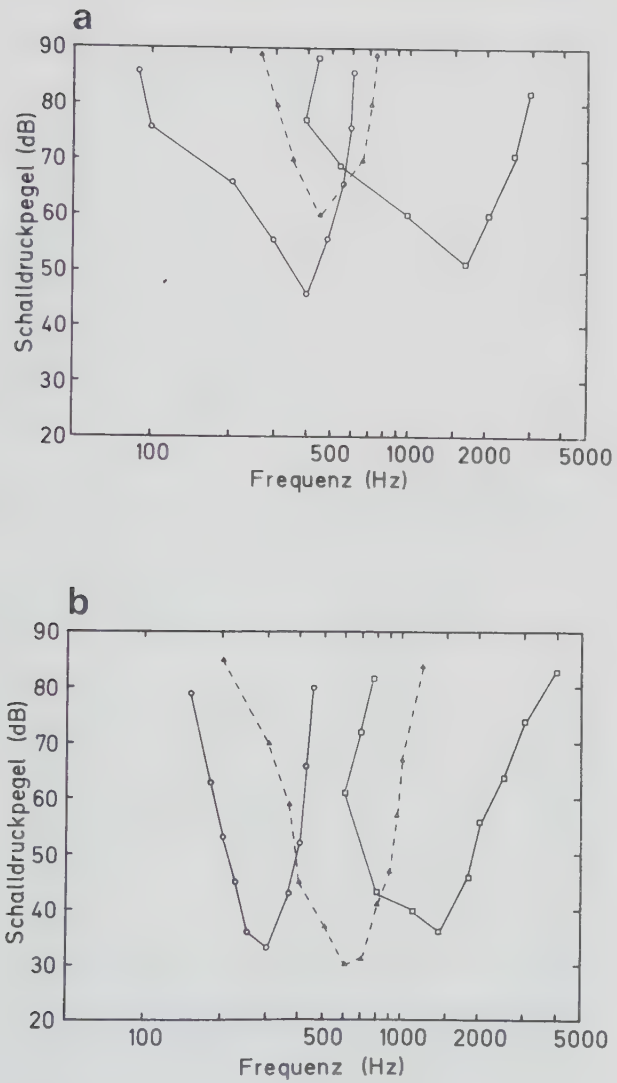

Abb. 13 a u. b: Charakteristische Schwellenkurven von Tiefton-, Mittelton- und Hochton-Neuronen
a) Rotbauchunke, b) Grasfrosch

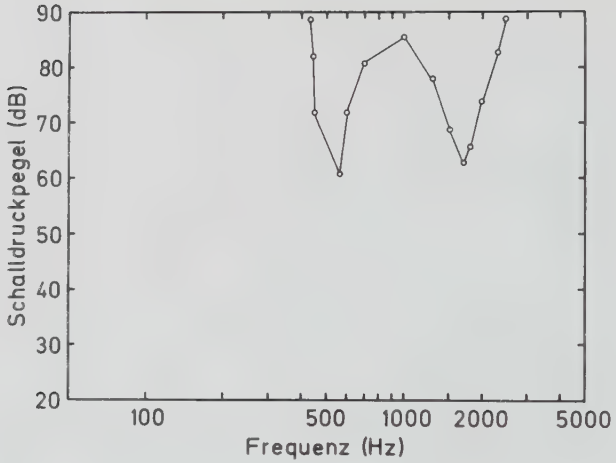

Abb. 14: W-förmige Schwellenkurve eines akustischen Neurons der Rotbauchunke

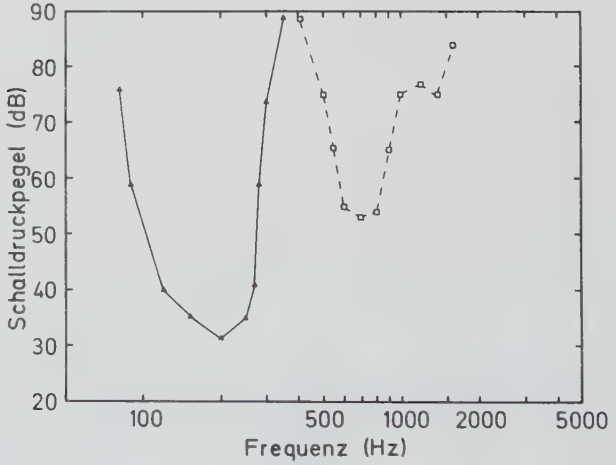

Abb. 15: Schwellenkurve eines Neurons mit geteiltem Reaktionsareal. (——) on-Aktivierung, tonische Aktivierung und off-Hemmung; (---) tonische Hemmung und off-Aktivieru

Arten fanden sich zusätzlich Neuronen mit zwei mehr oder weniger deutlichen Schwellenerniedrigungen, die der Hörkurve ein W-förmiges Aussehen verliehen (Abb. 14). Dabei traten Kombinationen zwischen Bestfrequenzen im tiefen und mittleren, im tiefen und hohen und im mittleren und hohen Frequenzbereich auf. Bei einigen Mittel- und Hochton-Neuronen konnte keine bestimmte Bestfrequenz ermittelt werden, da sie in einem größeren Bereich die gleiche Schwellenempfindlichkeit aufwiesen. Dieses Bestfrequenzband reichte in einem Fall von 600 Hz bis 1400 Hz.

Für die bisher besprochenen Neuronen war ein zusammenhängendes Reaktionsareal mit einem einzigen Antwortmuster typisch. Lediglich die Stärke der Antwort veränderte sich graduell in Abhängigkeit von der Intensität und der Frequenz des Reizes. Bei etwa 3 % der Neuronen war das Antwortareal unterteilt, wobei sich die Antwortmuster des einen Areals alternativ zu dem des anderen verhielten (Abb. 15): Während in einem Areal tonische Aktivierung (zum Teil mit on-Aktivierung und off-Hemmung) als Antwort zu beobachten war, bestand die Antwort im zweiten Areal aus tonischer Hemmung, zum Teil gefolgt von einer off-Aktivierung. Der hemmende Frequenzbereich konnte sowohl vor als auch hinter dem aktivierenden Areal liegen. Die inhibitorische Schwelle wies stets höhere Schalldruckpegelwerte auf als die exzitatorische Schwelle.

b) Charakteristische Frequenzen und Zweiton-Interaktionen

Mit 87,9 % übertraf der Anteil der Neuronen der Rotbauchunke mit Zweiton-Interaktion den des Grasfrosches, der nur 64,6 % ausmachte. Bei beiden Arten setzte sich die Gruppe der Elemente mit Zweiton-Hemmung nicht nur aus Neuronen zusammen, deren Antwort durch einen zweiten Ton höherer Frequenz inhibiert wurde (Abb. 16). Vielmehr fanden sich im Torus zusätzlich Zellen, deren Antwort durch Hinzufügen

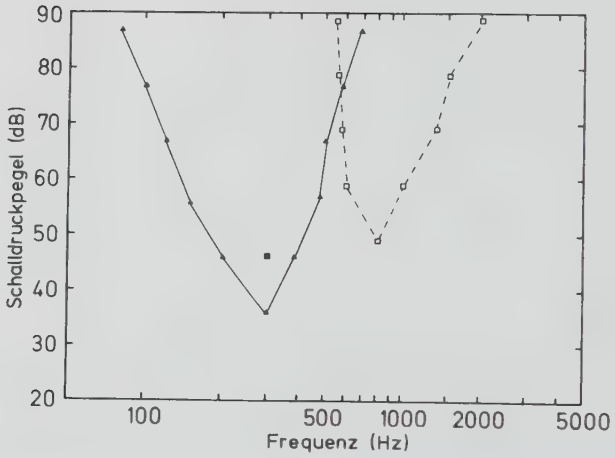

Abb. 16: Schwellenkurve eines Neurons mit Hochton-Hemmung. (——): Exzitatorische Schwelle; (---): Schwelle für den inhibitorischen zweiten Ton bei Reizung mit einem exzitatorischen Ton der charakteristischen Frequenz, 10 dB über der Schwelle (■)

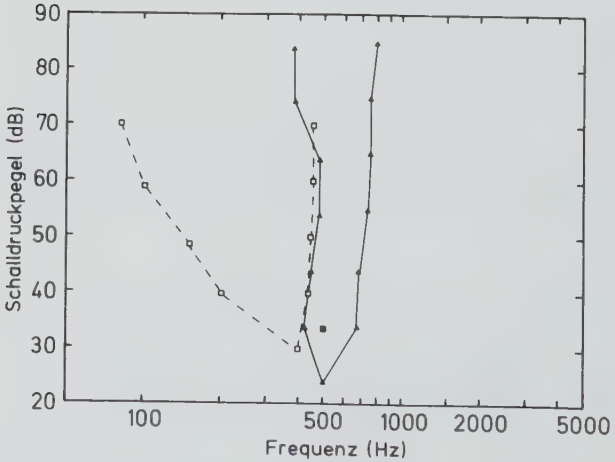

Abb. 17: Schwellenkurve eines Neurons mit Tiefton-Hemmung

eines zweiten Tones mit tieferer Frequenz gehemmt werden konnte (Abb. 17). Die Tatsache, daß am Hörnerven bei den bisher untersuchten Arten keine Tiefton-Unterdrückung gefunden wurde, legt die Vermutung nahe, daß die Tiefton-Hemmung im Torus semicircularis auf rein neuronalen Ursachen beruht. Der Anteil der Neuronen mit Tiefton-Hemmung machte bei der Rotbauchunke 12,7 % und beim Grasfrosch 9,4 % aus. Bei der Unke lag der Anteil der Elemente mit Hochton-Hemmung bei 71,7 %, beim Grasfrosch bei 53,2 %. Einige wenige Zellen ließen ihre Antwort sowohl durch einen zweiten Ton höherer als auch niedrigerer Frequenz hemmen; bei der Unke waren es 3,5 % und beim Grasfrosch 2,0 % der Elemente.

Wie Abb. 18 verdeutlicht, lag die BIF eines Neurons mit Hochton-Hemmung bei der Rotbauchunke 120-800 Hz und beim Grasfrosch 105-1150 Hz oberhalb der BEF. Die Differenz zwischen der BEF und der BIF betrug bei Neuronen mit Tiefton-Hemmung 90-1050 Hz bei der Rotbauchunke und 100-800 Hz beim Grasfrosch (Abb. 19).

Betrachtet man nur die Hochton-Hemmung, lassen sich wie am Hörnerven auch im Mittelhirn zwei Neuronenpopulationen nachweisen. Aus Abb. 20 und 21, die die Verteilung der charakteristischen Frequenzen unter Berücksichtigung der Hochton-Hemmung angeben, ist ersichtlich, daß alle Neuronen mit Hochton-Hemmung ihre Bestfrequenz im tiefen Frequenzbereich aufwiesen. Die höchste charakteristische Frequenz eines Tiefton-Neurons betrug bei der Rotbauchunke 550 Hz (zur Paarungszeit) bzw. 540 Hz (im Winter). Ein Tiefton-Neuron mit einer Bestfrequenz von 600 Hz fand sich beim Grasfrosch im Sommer, bei den Untersuchungen während der Paarungszeit trat sogar eine Bestfrequenz von 700 Hz auf. Erstaunlich groß war bei der Rotbauchunke der Anteil der Neuronen mit Bestfrequenzen bis 200 Hz (Abb. 20 a und b). Eine ganze Reihe dieser Elemente beantwortete neben

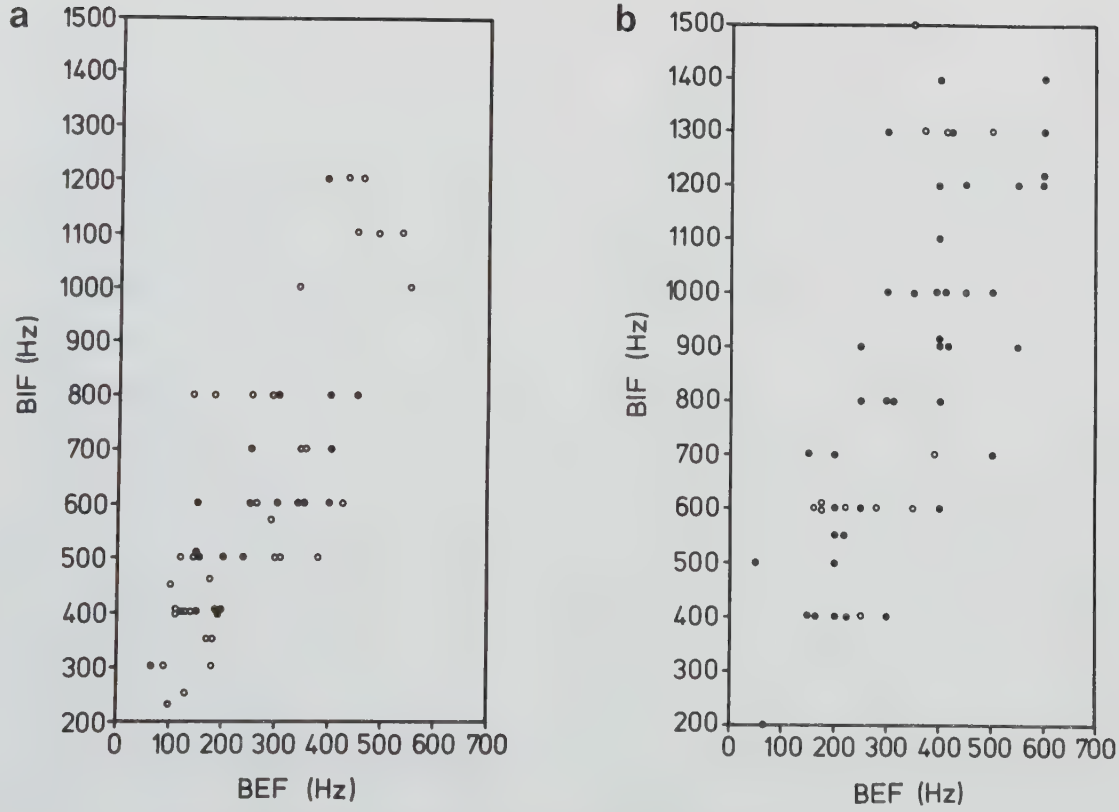

Abb. 18 a u. b: Verteilung der besten exzitatorischen Frequenzen (BEF) und der dazugehörigen besten inhibitorischen Frequenzen (BIF). a) 56 Elemente mit Hochton-Hemmung der Rotbauchunke (o Paarungszeit, ● Ruhezeit), b) 54 Elemente mit Hochton-Hemmung des Grasfrosches (o Paarungszeit, ● Sommer)

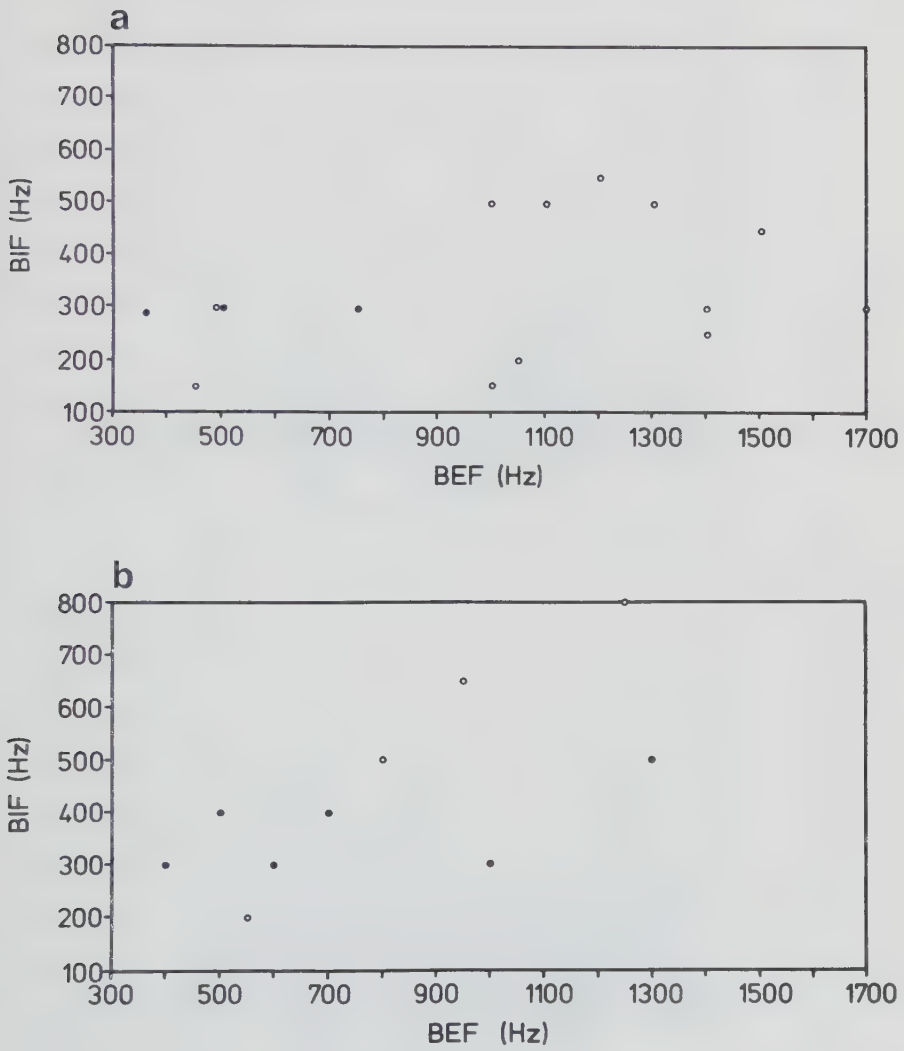

Abb. 19 a u. b: Verteilung der BEF und der dazugehörigen BIF. a) 15 Elemente mit Tiefton-Hemmung der Rotbauchunke, b) 10 Elemente mit Tiefton-Hemmung des Grasfrosches

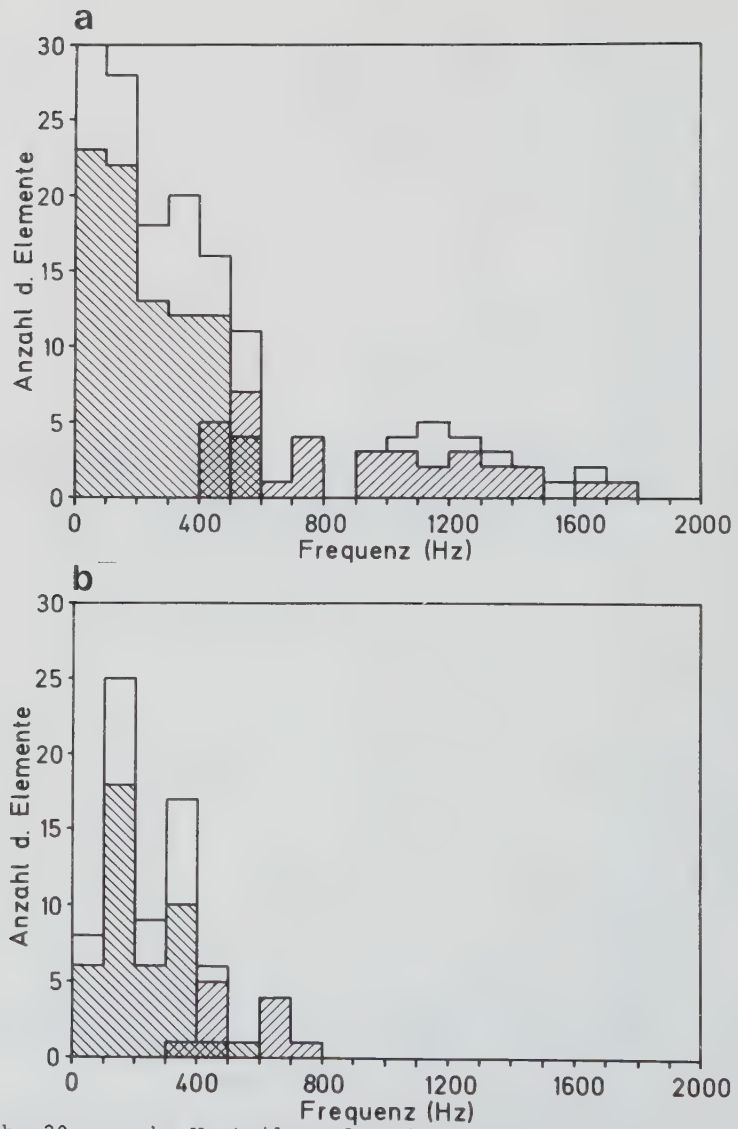

Abb. 20 a u. b: Verteilung der charakteristischen Frequenzen der Neuronen der Rotbauchunke. a) Paarungszeit (n = 162), b) Ruhezeit n = 73). ▨ Elemente mit Hochton-Hemmung, ▨ Elemente ohne Hochton-Hemmung, □ Zweiton-Interaktion nicht getestet.

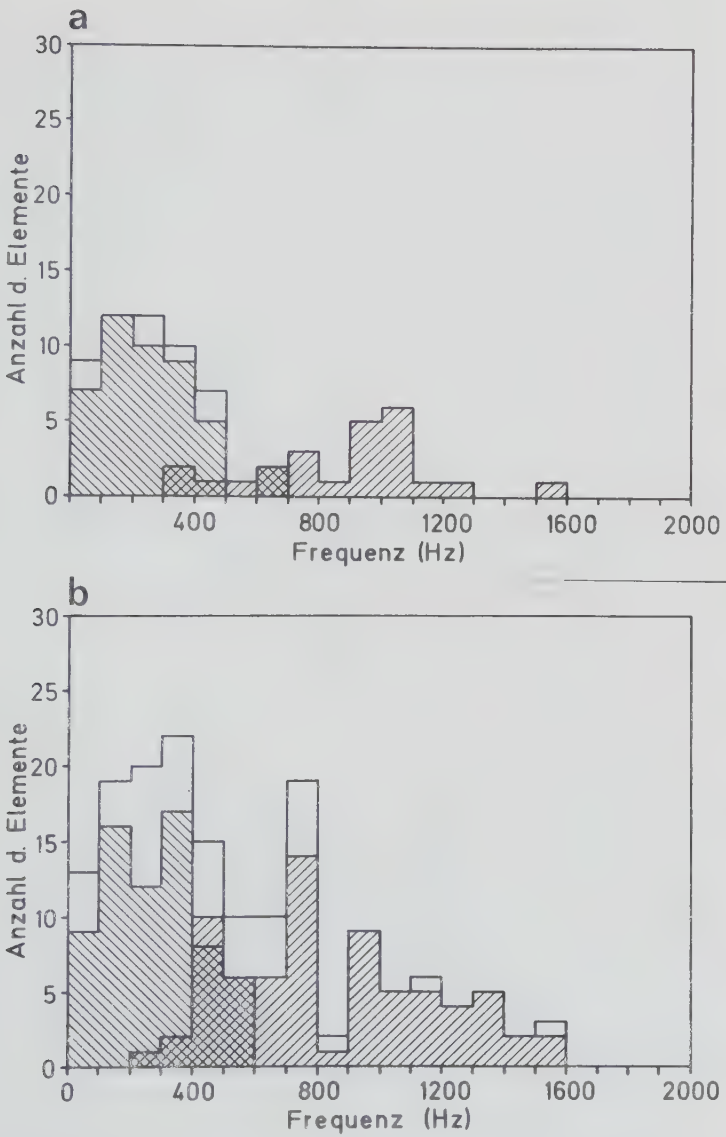

Abb. 21 a u. b: Verteilung der charakteristischen Frequenzen der Neuronen des Grasfrosches. a) Paarungszeit (n = 76), b) Sommer (n = 181)

Luftschall auch Vibrationsreize. Oberhalb 200 Hz ergab sich ein zweites Maximum in der Klasse bis 400 Hz. Beim Grasfrosch war die Verteilung der Tiefton-Neuronen eingipflig, das Maximum lag bei 300-400 Hz (Abb. 21 a und b). Die charakteristischen Frequenzen der Elemente ohne Hochton-Hemmung überdeckten den Frequenzbereich von 360-1800 Hz bei der Rotbauchunke und von 300-1600 Hz beim Grasfrosch. Bei beiden Arten zeigten die nicht hemmbaren Neuronen eine mehrgipfelige Verteilung, deren Maxima durch einen Einschnitt bei 900 Hz getrennt waren. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei den Elementen mit Bestfrequenzen oberhalb 900 Hz um Hochton-Neuronen handelte und die Elemente mit Bestfrequenzen zwischen 300 und 900 Hz die Mittelton-Neuronen repräsentierten. Diese Überlegung wird durch zwei Fakten begründet: Bei der Rotbauchunke traten bei Reizung über die Kopfhörer im Schulter-Nacken-Bereich überhaupt keine Bestfrequenzen oberhalb 800 Hz auf (Abb. 20 b). LOMBARD und STRAUGHAN (1974) fanden bei Hyliden, daß Töne mit hohen Frequenzen nicht über den Schultergürtel-Musculus opercularis-Komplex zum Ohr geleitet werden. Zweitens lag der Anteil der Neuronen mit charakteristischen Frequenzen oberhalb 900 Hz bei 15,4 % bei der Rotbauchunke und bei 19,5 % beim Grasfrosch. ALFS und SCHNEIDER (1973) geben den Prozentsatz der Sinneszellen der Papilla basilaris im Vergleich zur Gesamtzahl der Sinneszellen der Papilla basilaris und der Papilla amphibiorum mit 17,9 % bei der Rotbauchunke an. Bei Bufo b. bufo, einer etwa gleichgroßen Art wie der Grasfrosch, beträgt der Anteil ca. 20 %. Die gute Übereinstimmung der Daten zeigt, daß die Aufteilung der Sinneszellen im Innenohr auch auf die Neuronen des Torus semicircularis zutrifft.

c) Reaktionsbreite

Als Maß für die Breite des Reaktionsbereiches eines Neurons dient der von KIANG (1965) eingeführte Q_{10dB}-Wert.

Die Q_{10dB}-Werte der Neuronen im Torus semicircularis der Rotbauchunke lagen im Bereich von 0,29-4,5 (Abb. 22 a, b). Die höchsten Werte ergaben sich bei Neuronen mit charakteristischen Frequenzen zwischen 300 und 600 Hz, also dem Bereich der Paarungsruf-Frequenzen. Im tiefen und mittleren Frequenzbereich streuten die Werte erheblich stärker als im Hochton-Bereich. Die Tiefton- und die Mittelton-Neuronen besaßen im Mittel etwas größere Q_{10dB}-Werte als Hochton-Neuronen. Das gleiche galt für die Neuronen des Grasfrosches. Ihre Q_{10dB}-Werte bewegten sich im wesentlichen zwischen 0,64 und 4,0 (Abb. 23 a, b). Die einzige Ausnahme stellte ein Mittelton-Neuron mit einem Q_{10dB}-Wert von 7,5 dar. Die höchsten Werte fanden sich in dem Frequenzbereich, in dem die Frequenzmaxima des Paarungsrufes, des Revierrufes und des Befreiungsrufes des Männchens liegen.

4. Einfluß der Reizintensität

a) Reaktionsstärke

Außer von der Frequenz hing die Stärke der neuronalen Antwort in starkem Maße von der Intensität des Reizes ab, wie die Intensitätskennlinien zeigen. Um die Intensitätskennlinien verschiedener Neuronen und verschiedener Antwortmuster miteinander vergleichen zu können, habe ich die Werte normiert. Als Standard (= 100 %) diente bei der Rotbauchunke in der Regel der Wert der Reaktionsstärke bei Reizung mit der charakteristischen Frequenz und einem Schalldruckpegel von 80 dB. Beim Grasfrosch betrug der Schalldruckpegel zumeist 70 dB. Eine Ausnahme hiervon bildeten Extremwertkennlinien, die ihren Maximalwert bereits wenige dB oberhalb der Schwelle erreichten (Abb. 24 f).

Es zeigte sich, daß die verschiedenen Kennlinientypen sowohl bei phasischen als auch tonischen Antworten auftraten.

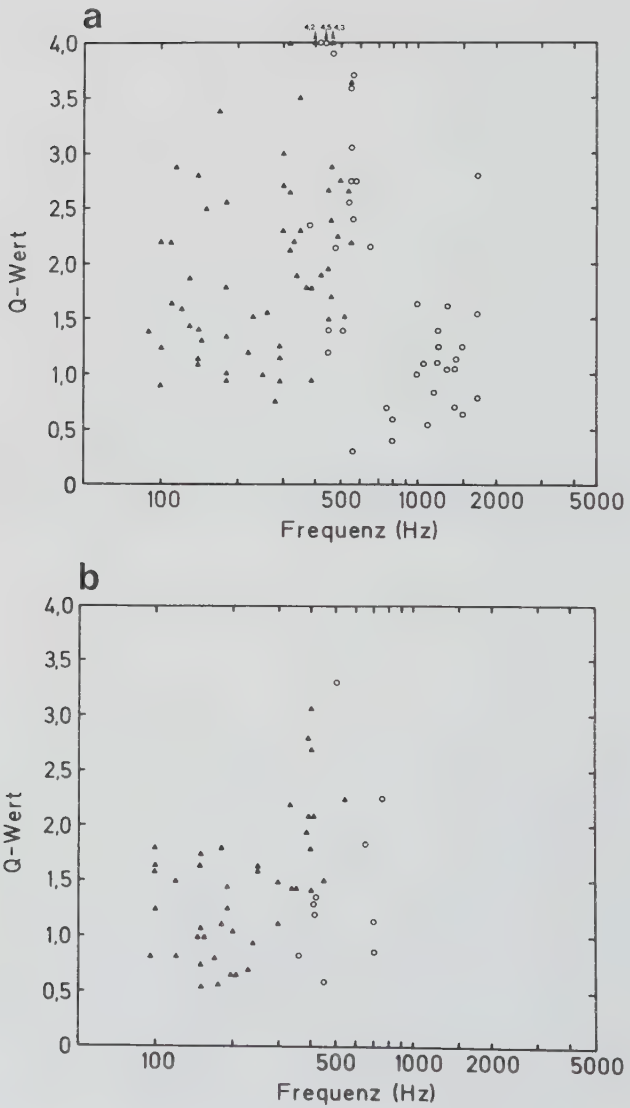

Abb. 22 a u. b: Verteilung der Q_{10dB}-Werte der Neuronen der Rotbauchunke. a) Paarungszeit (n = 99), b) Ruhezeit (n = 59). ▲ Elemente mit Hochton-Hemmung, o Elemente ohne Hochton-Hemmung

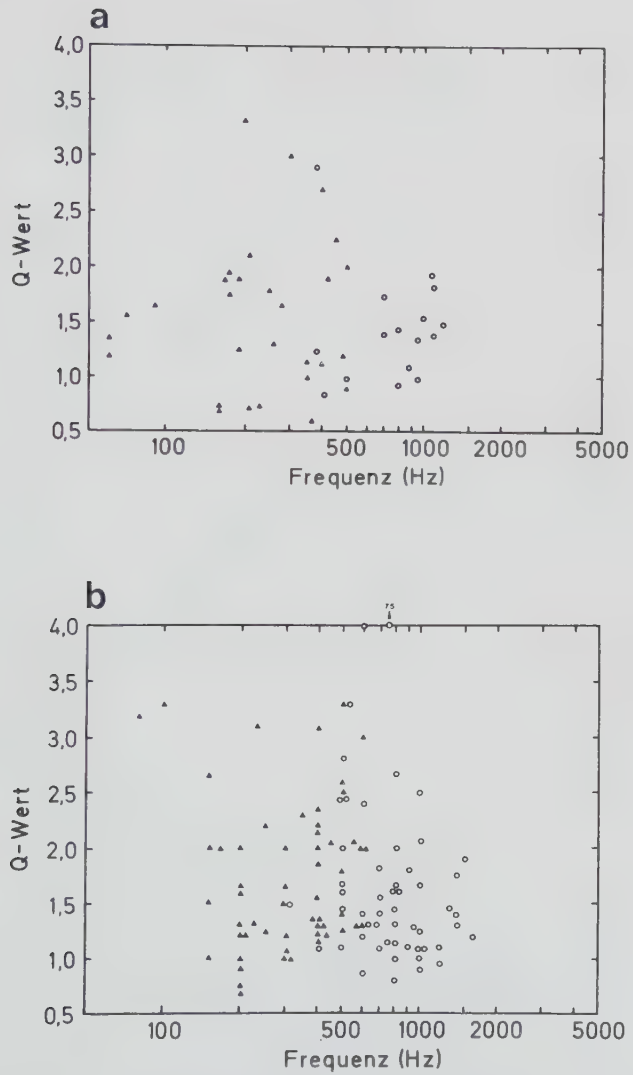

Abb. 23 a u. b: Verteilung der Q_{10dB}-Werte der Neuronen des Grasfrosches. a) Paarungszeit (n = 45), b) Sommer (n = 105)

Innerhalb eines zusammengesetzten Antwortmusters konnten jedoch phasische und tonische Grundantworten andersartige Kennlinien aufweisen. Die in Abb. 24 dargestellten standardisierten Intensitätskennlinien fanden sich in der gleichen Häufigkeit bei der Rotbauchunke und beim Grasfrosch. Daher erübrigt sich eine Differenzierung zwischen den beiden Arten.

Die Kennlinien der Abb. 24 a waren dadurch gekennzeichnet, daß sie in einem großen dynamischen Bereich stetig anstiegen, ihr Verlauf war allerdings sehr flach. Die in Abb. 24 b abgetragenen Kennlinien repräsentieren solche Elemente, die in einem kleineren dynamischen Bereich eine Erhöhung der Reizintensität mit einer starken Erhöhung der Spikerate beantworteten, ihr Anstieg verlief steiler. Bei den Kennlinien der Abb. 24 c erfolgte die Erhöhung der Entladungsrate nicht gleichmäßig, vielmehr wechselten flachere Abschnitte mit steileren Bereichen ab, was den Kennlinien einen sigmoidalen Charakter verlieh. Von den bisher beschriebenen Typen hoben sich die folgenden Extremwertkennlinien dadurch ab, daß höhere Schalldruckpegel geringere Entladungsraten zur Folge hatten. Dabei unterschieden sich die Kurven in Abb. 24 d von denen in Abb. 24 e dadurch, daß sie bis zum Erreichen des Maximums Entladungserhöhungen über einen sehr großen Bereich zeigten. Die Kennlinientypen der Abb. 24 a-e traten etwa gleich häufig auf. Sehr viel seltener fanden sich Neuronen mit Kennlinien vom Typ der Abb. 24 f. Die maximale Antwort erreichten diese Elemente bereits wenige dB oberhalb ihrer Schwelle. Bei höheren Intensitäten nahm die Entladungsrate wieder ab und erreichte zum Teil bereits 30 dB über der Schwelle wieder Werte, die der Spontanfrequenz entsprachen. Wie schon bei einigen Elementen vom Typ der Abb. 24 d und e handelte es sich hierbei um Neuronen mit abgeschlossenen Hörfeldern.

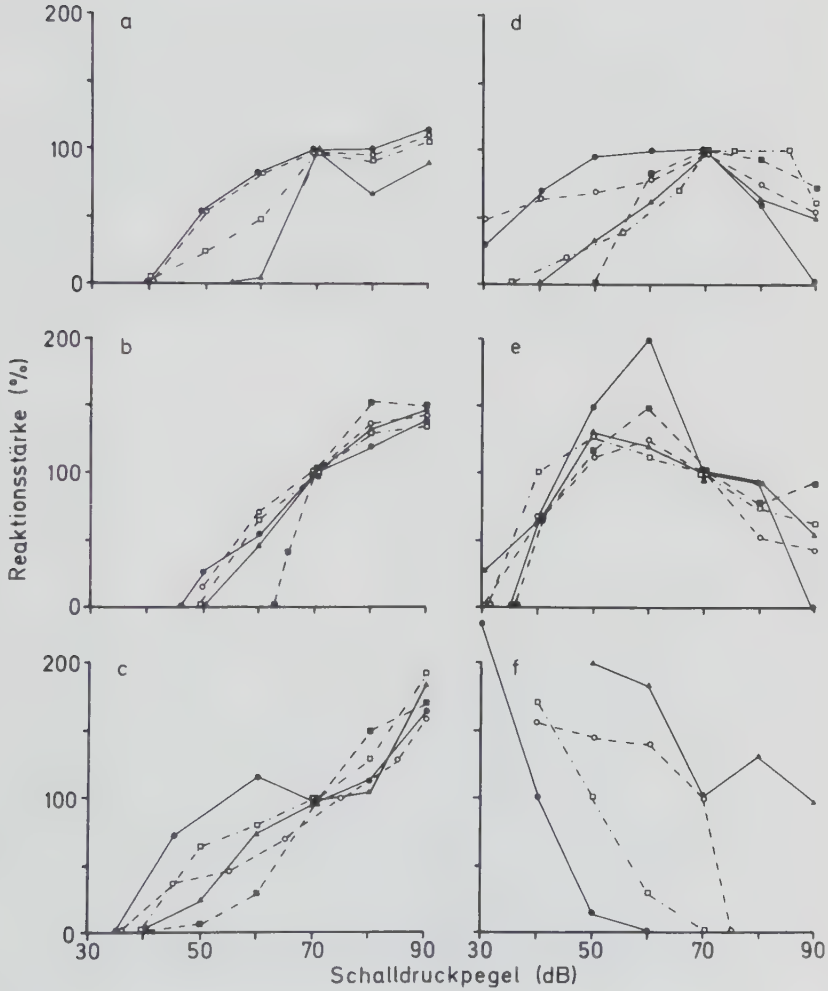

Abb. 24 a-f: Intensitätskennlinien neuronaler Grundantworten, gemessen bei der charakteristischen Frequenz. In a) bis e) diente der Wert bei 70 dB als Normwert (= 100 %), in f) dienten verschiedene Werte als Normwert

b) Latenzzeit

Neben der Stärke der Antwort hing auch die Dauer vom Reizbeginn bis zum Auftreten der Antwort stark von der Intensität des Schallereignisses ab. Wie in Abb. 25 a dargestellt, nahm die Latenzzeit der meisten Neuronen mit zunehmender Reizintensität ab. Die Verkürzung der Latenzzeiten war im schwellennahen Bereich am ausgeprägtesten. Allerdings streuten die Daten gerade bei diesen Reizintensitäten zum Teil sehr stark. Streuungen von $\pm$ 40 ms waren bei Neuronen mit steilen Latenzkurven keine Seltenheit. Bei Neuronen mit flachem Verlauf der Latenzkurven betrugen die Streuungen auch im Schwellenbereich niemals mehr als $\pm$ 10 ms.

Bei einigen wenigen Neuronen ließ sich bei der Rotbauchunke und beim Grasfrosch bei hohen Reizintensitäten eine Verlängerung der Latenzzeit beobachten (Abb. 25 b). Neuronen, die ein derartiges Verhalten zeigten, wiesen stets eine Intensitätskennlinie auf, die bei höheren Intensitäten wieder abfiel.

Die kürzesten beobachteten Latenzzeiten betrugen bei der Unke in einem Fall 5 ms (Reizintensität 80 dB) und 10 ms beim Grasfrosch (Reizintensität 70 dB). Andererseits reagierten einige Neuronen erst ca. 300 ms nach Reizbeginn. Diese Elemente wiesen über den gesamten Intensitätsbereich große Streuungen der Latenzen auf. Im Durchschnitt lagen die Latenzzeiten der Hochton-Neuronen unter denen der Tiefton- und Mittelton-Neuronen.

c) Beantwortung einer Änderung der Reizintensität

Die hohe Zahl der Neuronen, die phasische Anteile in ihrem Antwortmuster bei Reizung mit Tönen aufwiesen (72,4 % bei der Rotbauchunke und 71,7 % beim Grasfrosch), deutet darauf

hin, daß die meisten Neuronen auf eine Änderung der Reizintensität reagierten. Die Dauer der Amplitudenmodulation übte vielfach keinen Einfluß auf die Stärke der Reaktion aus. Bei 2 Neuronen der Rotbauchunke und bei 3 Elementen des Grasfrosches hingegen ließ sich ein derartiger Einfluß nachweisen. Die beiden Neuronen der Rotbauchunke beantworteten keinen Sinusreiz, der seine volle Amplitude (80 dB) in weniger als 30 bzw. 50 ms erreichte. Bei den Neuronen des Grasfrosches durfte die Dauer der Anstiegsflankenmodulation nicht größer als 60 bzw. 30 ms sein. Längere Zeitspannen bis zum Erreichen der maximalen Reizintensität (70 dB) führten zu keiner Erhöhung der Entladungsrate.

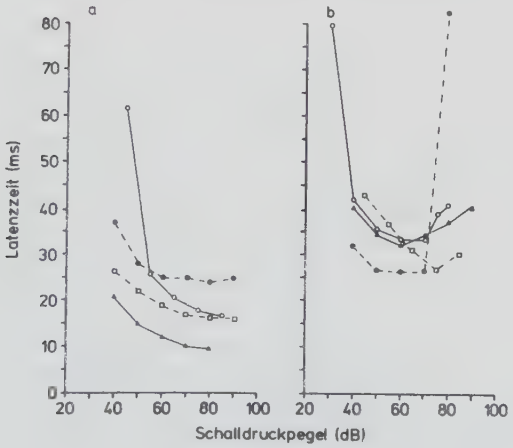

Abb. 25 a u. b: Einfluß der Intensität des Reizes mit der charakteristischen Frequenz auf die Latenzzeit

5. Optimale Impulsrate

Einige Neuronen aus dem Torus semicircularis des Grasfrosches beantworteten einen 500 ms dauernden Sinusreiz überhaupt nicht, während sie auf eine Folge von kürzeren Tönen eine gute Reaktion zeigten. Daraus ergab sich die Überlegung, welche Reizrate die maximale Antwort zur Folge hatte. Zur Beantwortung dieser Frage reizte ich 17 Zellen der Rotbauchunke und 29 Zellen des Grasfrosches mit einer Folge von 20 ms dauernden Tönen. Die Reizintensität betrug 80 dB bei der Unke und 70 dB beim Grasfrosch. Die Reizfrequenz entsprach der charakteristischen Frequenz des jeweiligen Neurons. Bei Zellen mit einer sehr hohen Impulsauflösungsrate verkürzten sich die Töne entsprechend. Als optimale Reizwiederholungsrate wertete ich diejenige Impulsfolge, die die höchste Anzahl an Aktionspotentialen zur Folge hatte.

Die Verteilung der optimalen Impulsraten ist in Abb. 26 abgetragen. Die höchste Impulsrate, die eine maximale Erhöhung der Entladungsrate bewirkte, betrug bei einem Grasfrosch-Neuron 140 Reize/s, bei einem Neuron der Rotbauchunke 60 Reize/s. Insgesamt unterschied sich die getestete Neuronenpopulation der Rotbauchunke durch geringere optimale Impulsraten von der des Grasfrosches. Das Histogramm weist das Maximum bei 3-6 Impulsen/s auf. Diese Werte stimmen gut mit den Ruffolgen der Befreiungsrufe überein. Beim Grasfrosch lag bei den meisten Elementen die beste Wiederholungsrate bei 30 Impulsen/s, also etwa der Impulsrate des Paarungsrufes und des Revierrufes. Erwähnenswert ist, daß einige Neuronen des Grasfrosches erst bei Reizwiederholungsraten von 15/s reagierten und bei Wiederholungsraten von mehr als 40-80/s nicht mehr antworteten.

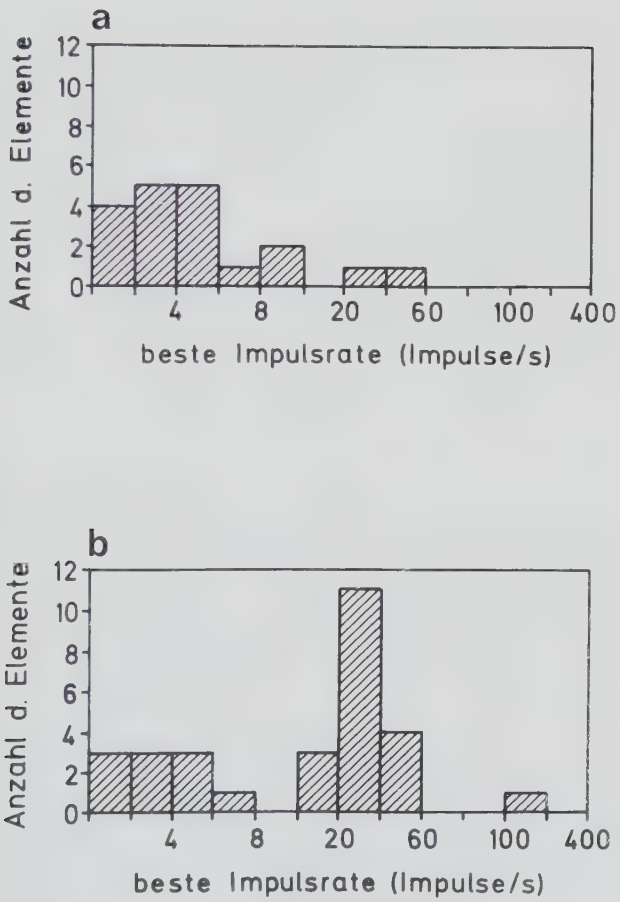

Abb. 26 a u. b: Verteilung der besten Impulsraten der Neuronen. a) Rotbauchunke (n = 19), b) Grasfrosch (n = 29)

6. Einfluß der Lateralität des Reizes

Die bisher besprochenen Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf binaurale Reizung, das heißt der Reiz traf auf beide Ohren gleichzeitig mit derselben Frequenz und Intensität auf. Um binaurale Verarbeitungsprozesse zu untersuchen, testete ich die Wirkung der Reizrichtung an 211 Neuronen des Grasfrosches. Da bei der Unke bei Reizung mit Kopfhörern keine Hochton-Neuronen auftraten und ich daher zum offenen System wechselte, das nur gleichartige Reizung beider Ohren ermöglichte, umfaßt die Stichprobe bei der Unke nur 56 Zellen. Zeitdifferenzen, Frequenz- und Intensitätsunterschiede wurden in der Regel nicht verfolgt. Die Untersuchung berücksichtigt also nur die grundlegenden Mechanismen der zentralnervösen Verrechnung der beiden Rezeptororgane.

Die Neuronenpopulation des Grasfrosches ließ sich in drei Gruppen aufteilen: 51,7 % der Elemente beantworteten ausschließlich Reize, die auf das contralaterale Ohr auftrafen, 7,6 % der Zellen reagierten nur auf ipsilaterale Beschallung und 40,7 % der Elemente reagierten sowohl auf Schallreize, die zum ipsilateralen Ohr gingen, als auch auf Schallreize, die auf das contralaterale Ohr auftrafen. Bei der Unke betrug der Anteil der binauralen Elemente 57,1 %, während 42,9 % nur bei contralateraler Reizung antworteten. Neuronen, die ausschließlich auf ipsilaterale Beschallung reagierten, traten in der kleinen Stichprobe bei der Unke nicht auf.

Die Antworten der binauralen Neuronen variierten bei Reizung des rechten oder des linken Rezeptors zum Teil beträchtlich. Dabei änderte sich sowohl die Stärke der Antwort als auch das Antwortmuster in Abhängigkeit von der Reizrichtung. Einen Überblick über den Einfluß der Lateralität monauraler Reize gibt Tabelle 7. Etwa die Hälfte der Zellen zeigten graduelle Unterschiede, wobei zumeist der contralaterale Reiz eine stärkere Erhöhung der Entladungsrate hervorrief

als der ipsilaterale. Bei 34,4 % der Unken-Neuronen und bei 15,1 % der Grasfrosch-Neuronen ergaben sich keine Differenzen. Alternative Reaktionen in Abhängigkeit von der Richtung des Reizes traten bei etwa einem Viertel der Elemente auf.

Vergleicht man die Wirkung der binauralen Verrechnung mit den Antworten auf monaurale Reize, ergeben sich die in Tabelle 8 dargestellten Verhältnisse. Recht häufig lag bei den Neuronen, die graduelle Unterschiede aufwiesen, die Stärke der Antwort bei binauraler Beschallung zwischen der Stärke der Reaktion bei ipsi- oder contralateralen Reizen (Abb. 27 a, c), oder die Antwort auf binaurale Reize übertraf die monauraler Reize (Abb. 27 b, d). Außerdem fanden sich Elemente, die monaurale und binaurale Töne gleich gut beantworteten (Abb. 27 e). Bei zwei Neuronen der Rotbauchunke und einem Neuron des Grasfrosches war die Stärke der Antwort bei binauralen Reizen geringer als bei monauralen Reizen (Abb. 27 f).

Tabelle 7: Wirkung der Lateralität monauraler Reize auf die Antwort binauraler Elemente (il = Antwort auf ipsilateralen Reiz, cl = Antwort auf contralateralen Reiz). a) Antworten weisen graduelle Unterschiede in Abhängigkeit von der Lateralität des Reizes auf, b) Antworten verhalten sich alternativ

	Bombina bombina	Rana temporaria
Anzahl der Elemente	32	86
a) il = cl	11 (= 34,4 %)	13 (= 15,1 %)
il > cl	4 (= 12,5 %)	4 (= 4,7 %)
il < cl	10 (= 31,3 %)	45 (= 52,3 %)
b) cl → Aktivierung il → Hemmung	6 (= 18,8 %)	24 (= 27,9 %)
il → Aktivierung cl → Hemmung	1 (= 3,1 %)	-

Tabelle 8: Wirkung der binauralen Verrechnung (il = Antwort auf ipsilateralen Reiz, cl = Antwort auf contralateralen Reiz, bin = Antwort auf binauralen Reiz). a) Antworten weisen bei monauraler Reizung graduelle Unterschiede in Abhängigkeit von der Lateralität des Reizes auf, b) Antworten verhalten sich bei monauraler Reizung alternativ

	Bombina bombina	Rana temporaria
Anzahl der Elemente	32	86
a) bin zwischen il und cl		
il < cl	5 (= 15,6 %)	30 (= 34,9 %)
il > cl	2 (= 6,3 %)	4 (= 4,7 %)
bin > il, cl		
il < cl	5 (= 15,6 %)	14 (= 16,3 %)
il = cl	6 (= 18,8 %)	6 (= 7,0 %)
bin = il = cl	5 (= 15,6 %)	7 (= 8,1 %)
bin < il, cl		
il < cl	-	1 (= 1,2 %)
il > cl	2 (= 6,3 %)	-
b) bin enthält Komponenten von il und cl		
cl → Aktivierung	5 (= 15,6 %)	18 (= 20,9 %)
il → Aktivierung	1 (= 3,1 %)	-
il → Hemmung	1 (= 3,1 %)	6 (= 7,0 %)

Die Antwortmuster derjenigen Neuronen, die ipsi- bzw. contralterale Reize alternativ beantworteten, enthielten stets Komponenten der Antwort auf monaurale Töne, sie zeigten entweder Aktivierung oder Hemmung (Abb. 28 a, b).

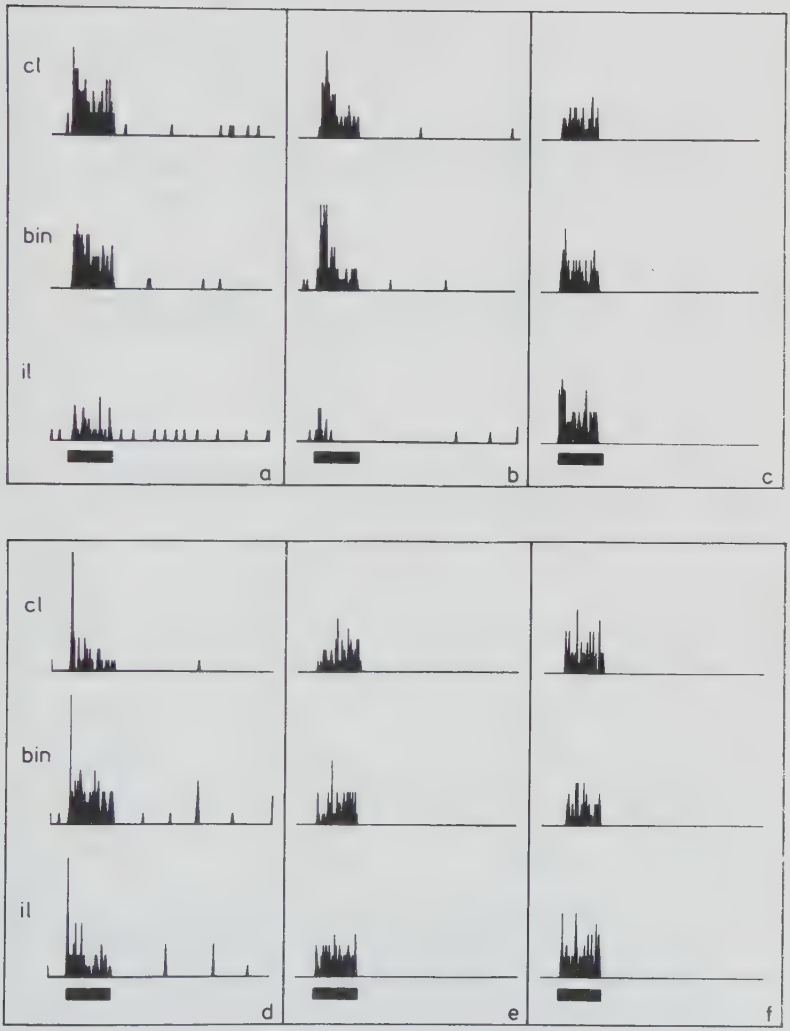

Abb. 27 a - f: Abhängigkeit des Antwortmusters von der Lateralität des Reizes: Laterale Verrechnung mit graduellem Charakter (Erklärung siehe Text)

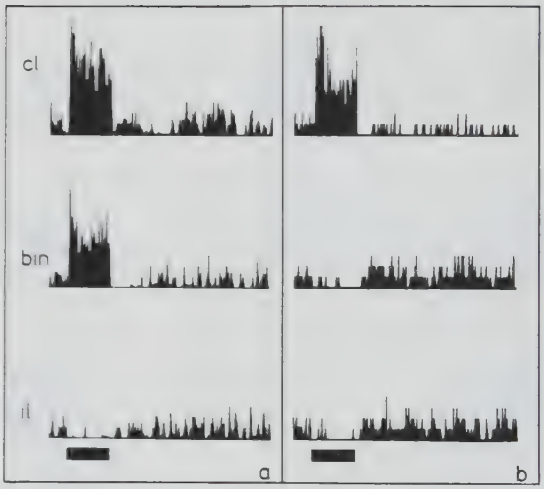

Abb. 28 a u. b: Abhängigkeit des Antwortmusters von der Lateralität des Reizes: Laterale Verrechnung mit Alternativ-Charakter (Erklärung siehe Text)

7. Reaktionen auf arteigene Rufe

a) Bombina bombina

Die neuronalen Reaktionen bei Reizung mit den arteigenen Rufen studierte ich bei insgesamt 124 Elementen, die ich zuvor auch mit Tönen und weißem Rauschen untersucht hatte. Erstaunlich hoch lag der Anteil der Neuronen, die zwar Sinus- oder Rauschreize beantworteten, auf die Rufe jedoch nicht reagierten. Diese Neuronen zeichneten sich zum Teil durch sehr hohe Schwellenwerte aus, oder ihre Reaktionsareale deckten sich nicht mit den schmalbandigen Frequenzanteilen der Rufe.

Nur 64 Zellen (= 51,6 %) erhöhten oder senkten ihre Entladungsrate bei Reizung mit den Rufen. Alle Rufe beantworteten 16 Elemente. Auf 14 dieser Zellen wirkten die Rufe exzitatorisch. Wie bei Reizung mit Tönen traten sowohl rein phasische oder phasisch-tonische Antworten (Abb. 29, Element T26-9 bzw. T21-12), seltener rein tonische Antworten auf. In Abb. 29 repräsentiert das Element T14-7 eines der beiden Neuronen, die bei allen Rufen mit einer Inhibition reagierten. Bei zwei Zellen wirkten nur der Paarungsruf, der Klammerungsruf und die Befreiungsrufe 2 und 3 exzitatorisch (Abb. 29, Element T28-13). Eine große Anzahl von Neuronen, insgesamt 26, beantworteten die Befreiungsrufe 1 und 2 nicht. Die drei übrigen Rufe wurden dann entweder exzitatorisch (Abb. 29, Element T23-11) oder inhibitorisch beantwortet (Abb. 30, Element T15-1). Dieses selektive Verhalten der zuletzt genannten 28 Neuronen war durch ihre charakteristischen Frequenzen zu erklären. Es handelte sich in allen Fällen um Tiefton- oder Mittelton-Neuronen, die Frequenzen oberhalb 1000 Hz nicht mehr beantworteten. Hinzu kam, daß einige Neuronen zusätzlich laterale Hemmfelder im Hochton-Bereich aufwiesen. Recht häufig trat auch der umgekehrte Fall auf, daß nur die Befreiungsrufe 1 und 2 eine Exzitation bewirkten (Abb. 30, Elemente T26-2). Die 10 Elemente, die dieses Verhalten zeigten, besaßen exzitatorische Reaktionsareale im Hochton-Bereich und zum Teil Tiefton-Hemmung oder laterale Inhibition. Die restlichen 10 Elemente wichen in ihrer Reaktion stark voneinander ab. Ausschließlich den Paarungsruf und den Befreiungsruf 3, also die Rufe mit den tiefsten Frequenzen, beantworteten zwei Elemente mit Hochton-Hemmung bei 600 Hz. Ein Neuron reagierte gerade auf diese Rufe nicht, da seine Hemmfrequenz 500 Hz betrug. Ebenfalls Zweiton-Interaktionen waren die Ursache bei zwei Neuronen dafür, daß sie lediglich den Befreiungsruf 1 beantworteten (Abb. 30, Element T27-12).

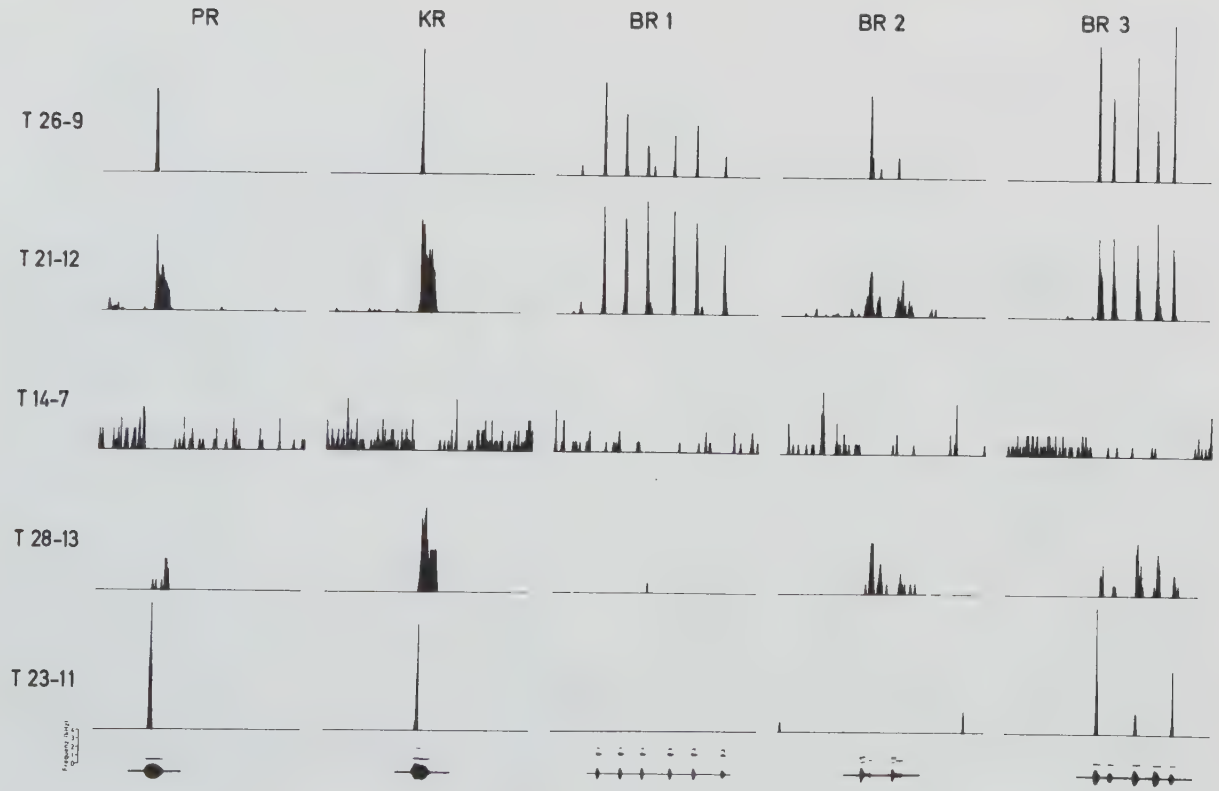

Abb. 29: Antwort der Elemente T26-9, T21-12, T14-7, T28-13 und T23-11 der Rotbauchunke bei Reizung mit den arteigenen Rufen

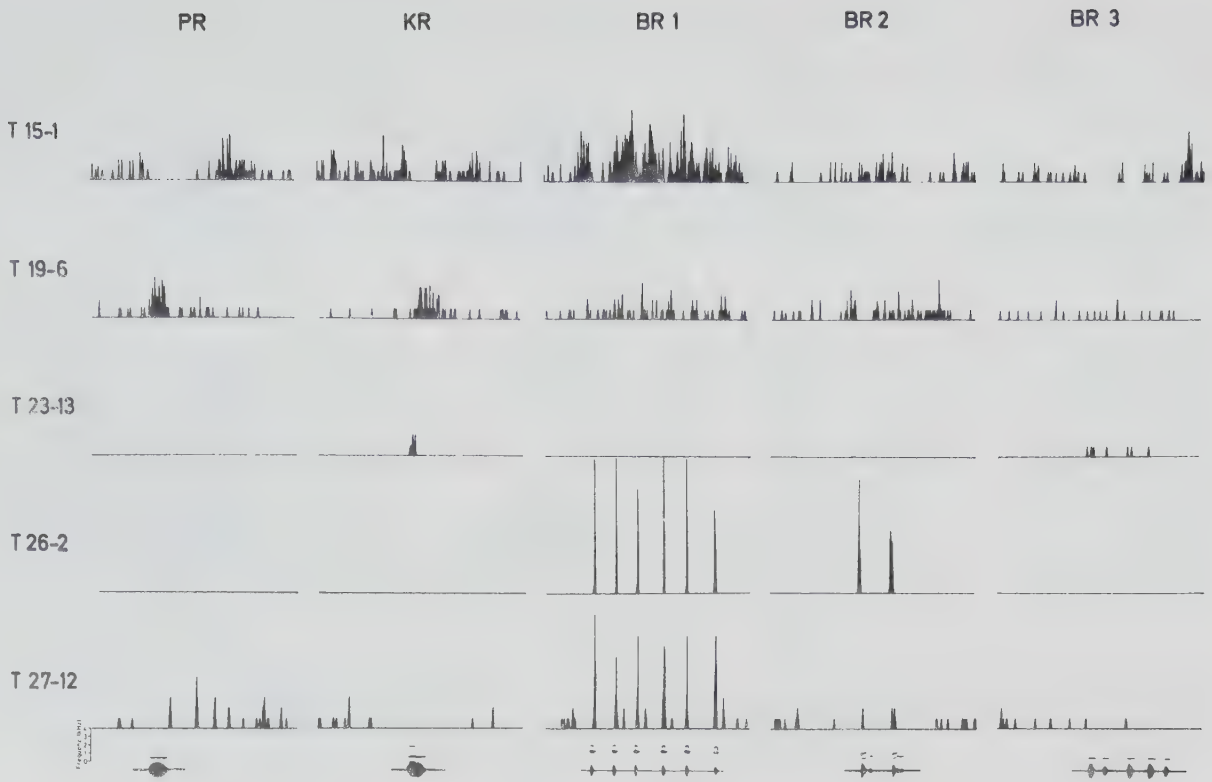

Abb. 30: Antwort der Elemente T15-1, T19-6, T23-13, T26-2 und T27-12 der Rotbauchunke bei Reizung mit den arteigenen Rufen

Alle bisher beschriebenen Verhaltensmuster ließen sich durch die Frequenzeigenschaften der Neuronen erklären. Die beiden Elemente, die nur den Paarungsruf und den Klammerungsruf beantworteten, benutzten jedoch den Zeitfaktor als entscheidenden Parameter für diese Selektivität (Abb. 30, Element T19-6). Wie sich bei Reizung mit Tönen zeigte, führten nur Reize, die länger als 100 ms dauerten, zum Reizerfolg.

Die Reaktionen von drei Neuronen, von denen eins den Klammerungsruf und die Befreiungsrufe 2 und 3 beantwortete, ein zweites auf den Klammerungsruf und den Befreiungsruf 3 (Abb. 30, Element T23-13) und das dritte auf die Befreiungsrufe 1 und 3 reagierte, konnten durch die mit Sinus- und Rauschreizen gewonnenen Daten nicht gedeutet werden.

Die Reaktionen aller 124 getesteten Neuronen und ihre Häufigkeit sind in Tabelle 9 zusammengefaßt. Durch Addition ergibt sich, daß der Paarungsruf, der Klammerungsruf und der Befreiungsruf von jeweils knapp 40 % der Elemente beantwortet wurden. Befreiungsruf 1 und 2 bewirkten bei etwa je einem Viertel der Zellen eine Reaktion.

b) Rana t. temporaria

Die Stichprobe der mit arteigenen Rufen getesteten Elemente umfaßt beim Grasfrosch 125 akustische Neuronen. Von diesen Zellen blieben 32 (= 25,9 %) Zellen bei Reizung mit den Rufen stumm. 47 Zellen reagierten auf alle Rufe in der gleichen Weise, das heißt mit Exzitation oder Inhibition. Das Element T6-25 in Abb. 31 gehörte zu den Neuronen, die auf alle Rufe mit einer gleich starken Exzitation antworteten. Die Stärke der Exzitation einiger anderer Zellen wies jedoch graduelle Unterschiede in Abhängigkeit vom Ruftyp auf. Beim Neuron T9-10 (Abb. 31) riefen die Befreiungsrufe, insbesondere der Befreiungsruf des Weibchens, eine

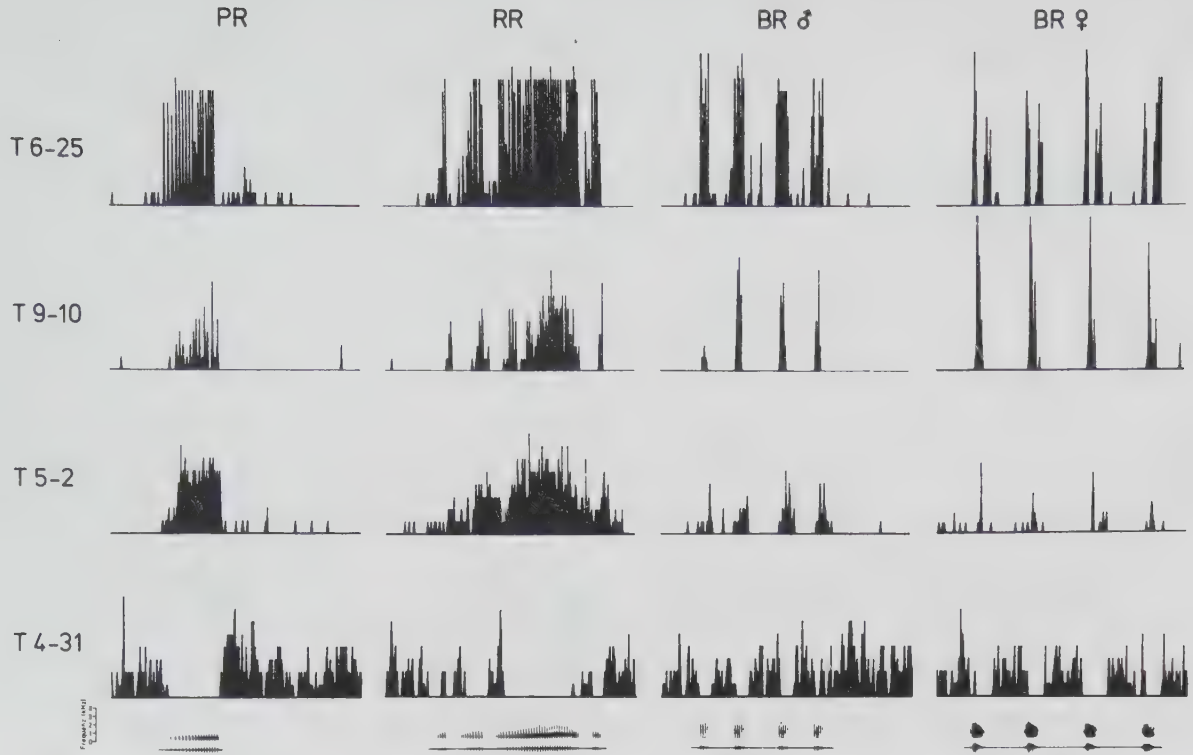

Abb. 31: Antwort der Elemente T6-25, T9-10, T5-2 und T4-31 des Grasfrosches bei Reizung mit den arteigenen Rufen

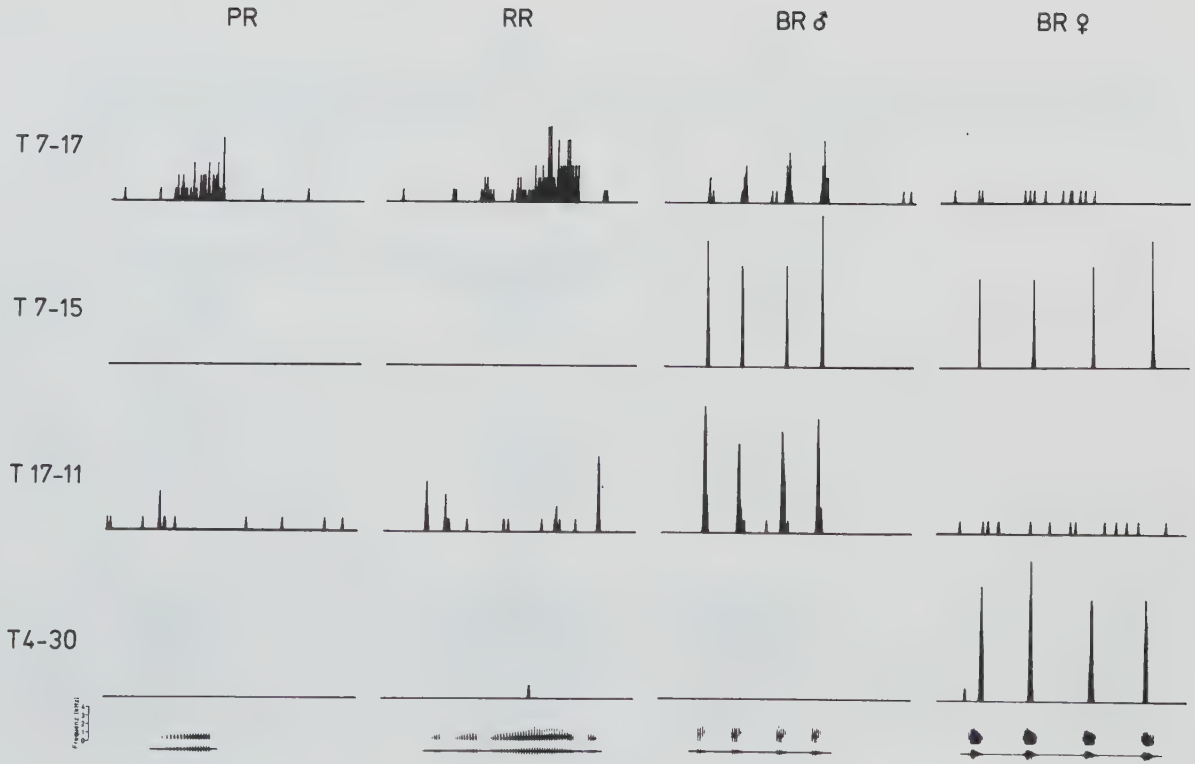

Abb. 32: Antwort der Elemente T7-17, T7-15, T17-11 und T4-30 des Grasfrosches bei Reizung mit den arteigenen Rufen

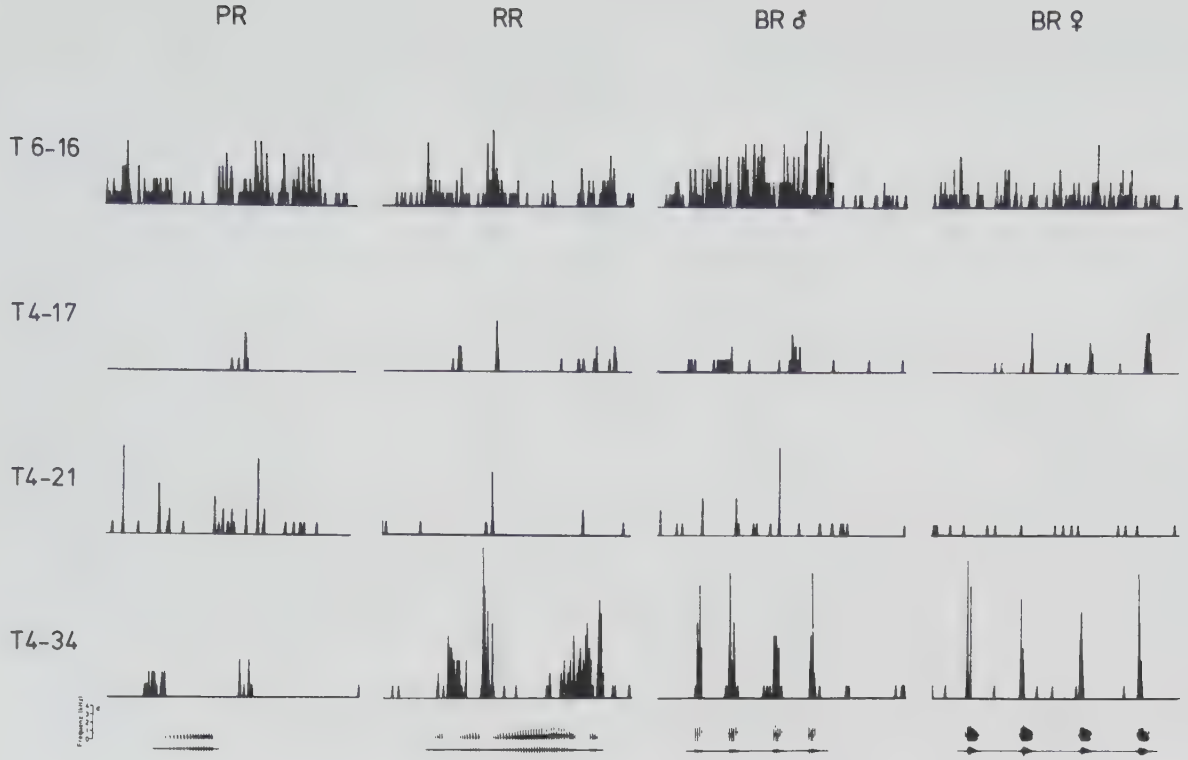

Abb. 33: Antwort der Elemente T6-16, T4-17, T4-21 und T4-34 des Grasfrosches bei Reizung mit den arteigenen Rufen

stärkere Reaktion hervor als der Paarungsruf und der Revierruf. Vom Element T5-2 hingegen wurden Paarungs- und Revierruf bevorzugt beantwortet. Das Element T4-31 ist repräsentativ für solche Neuronen, die durch alle 4 Ruftypen gehemmt wurden. 10 Zellen beantworteten jeweils nur drei Ruftypen mit Exzitation oder Inhibition; eins reagierte nicht auf den Revierruf, bei drei Elementen führte der Befreiungsruf des Männchens nicht zur Exzitation. Insgesamt sechs Zellen reagierten nicht auf den Befreiungsruf des Weibchens, zwei dieser Zellen zeigten Exzitation bei den anderen Rufen (Abb. 32, Element T7-17), vier Zellen Inhibition zum Teil mit off-Aktivierung (Abb. 33, Element T6-16). Bei den Elementen, die einen der Befreiungsrufe nicht beantworteten, waren Zweiton-Interaktionen ausschlaggebend für ihr Verhaltensmuster. Eine Ausnahme hiervon bildete das Element T7-17, bei dem Impulsraten von über 40/s nicht mehr zur Exzitation führten (vergl. Abschnitt III.5). Weitere 29 Zellen beantworteten entweder nur die beiden Befreiungsrufe (Abb. 32, Element T7-15) oder nur den Befreiungsruf des Männchens (Abb. 32, Element T17-11) oder nur den Befreiungsruf des Weibchens (Abb. 32, Element T4-30). Für dieses selektive Verhalten waren verschiedene Rufparameter verantwortlich: Die Neuronen, die beide Befreiungsrufe beantworteten, reagierten entweder auf die steile Anstiegsflanke, oder es handelte sich um Neuronen, deren Antwort auf einen Sinusreiz durch Hinzufügen eines zweiten Tons mit der Paarungs- oder der Revierruffrequenz gehemmt wurde. Schmalbandige Tiefton-Neuronen mit der Bestfrequenz bei 200-300 Hz zeigten Erregung nur bei Reizung mit dem Befreiungsruf des Männchens. Charakteristisch für die Neuronen, die ausschließlich den Befreiungsruf des Weibchens beantworteten, war eine sehr lange Latenzzeit bei Reizung mit Tönen oder weißem Rauschen. Die kurzen Impulse und die relativ langen Intervalle der drei anderen Rufe reichten offensichtlich nicht aus, um als überschwelliger Reiz zu wirken. Lediglich die schnelle Impulsfolge im Befreiungsruf des Weibchens führte zur Exzitation. Das Verhalten des einzigen Neurons, das nur den

Revierruf beantwortete, konnte nicht erklärt werden. Eine Zelle zeichnete sich dadurch aus, daß der Paarungsruf, der Revierruf und der Befreiungsruf des Männchens mit einer Inhibition und off-Aktivierung, der Befreiungsruf des Weibchens jedoch mit Exzitation beantwortet wurde (Abb. 33, Element T4-17). Das Neuron T4-21 (Abb. 33) zeigte eine schwache Inhibition, zum Teil gefolgt von einer off-Aktivierung, beim Paarungsruf und beim Revierruf, jedoch Aktivierung beim Befreiungsruf des Männchens. Der Befreiungsruf des Weibchens blieb unbeantwortet. Vier Zellen wurden durch den Paarungsruf und den Revierruf gehemmt, durch die Befreiungsrufe aber aktiviert (Abb. 33, Element T4-34). Die Ursache für das alternative Verhalten dieser sechs Zellen lag in ihrer Frequenzcharakteristik begründet: Entweder wiesen sie ebenfalls Zweiton-Interaktionen bei Paarungsruf- oder Revierruffrequenzen auf, oder ihr geteiltes Reaktonsareal war durch inverse Antwortfunktionen gekennzeichnet.

Eine zusammenfassende Übersicht gibt Tabelle 10. Daraus wird ersichtlich, daß die einzelnen Ruftypen von etwa der Hälfte bis zu zwei Drittel aller Zellen beantwortet wurden. Der Anteil der Zellen, die auf nur einen oder zwei Ruftypen reagierten, war jedoch höher als bei der Rotbauchunke.

Tabelle 9: Antwortverhalten akustischer Neuronen aus dem Torus semicircularis der Rotbauchunke bei Reizung mit arteigenen Rufen (e = Exzitation, i = Inhibition, - = Rufe blieben unbeantwortet)

PR	KR	BR1	BR2	BR3	n	%
e	e	e	e	e	14	11,3
e	e	-	e	e	2	1,6
e	e	-	-	e	22	17,7
e	e	-	-	-	2	1,6
e	-	-	-	e	2	1,6
-	e	-	e	e	1	0,8
-	e	e	e	-	1	0,8
-	e	-	-	e	1	0,8
-	-	e	e	-	10	8,1
-	-	e	-	e	1	0,8
-	-	e	-	-	2	1,6
i	i	i	i	i	2	1,6
i	i	-	-	i	4	3,2
-	-	-	-	-	60	48,4

Tabelle 10: Antwortverhalten akustischer Neuronen aus dem Torus semicircularis des Grasfrosches bei Reizung mit arteigenen Rufen (e = Exzitation, i = Inhibition, - = Rufe blieben unbeantwortet)

PR	RR	BR ♂	BR ♀	n	%
e	e	e	e	36	28,8
e	-	e	e	1	0,8
e	e	-	e	3	2,4
e	e	e	-	2	1,6
-	e	-	-	1	0,8
-	-	e	e	11	8,8
-	-	e	-	4	3,2
-	-	-	e	14	11,2
i	i	e	e	4	3,2
i	i	e	-	1	0,8
i	i	i	e	1	0,8
i	i	i	-	4	3,2
i	i	i	i	11	8,8
-	-	-	-	32	25,6

D. Diskussion

Die Hörkurven von Bombina bombina bei 21° C Körpertemperatur und die von Bombina v. variegata bei 20° C (MOHNEKE und SCHNEIDER, in Vorb.) zeigen nur geringfügige Unterschiede. Bei beiden Arten hat das Gehör die höchste Empfindlichkeit im Tiefton-Bereich (300-500 Hz). Dadurch unterscheiden sich Unken erheblich von den anderen bisher untersuchten europäischen Froschlurcharten. Die wie die Unken zu den Discoglossiden zählende Alytes o. obstetricans hat die Bestfrequenz von 1800 Hz (MOHNEKE und SCHNEIDER, in Vorb.). Rana t. temporaria (BRZOSKA et al., 1977) und Rana r. ridibunda (HUBL und SCHNEIDER, in Vorb.) besitzen Bestfrequenzen von 1200-1400 Hz. Bei Hyla a. arborea und Hyla a. savignyi erreicht das Gehör die größte Empfindlichkeit zwischen 2400 und 4000 Hz (HUBL und SCHNEIDER, in Vorb.).

Die Hörschwellen der genannten Arten liegen im Hochton-Bereich zwischen 1000 und 3000 Hz um bis zu 40 dB niedriger als die der Unken. Die Ursache für die hohe Schwelle bei den Unken ist sicherlich die Reduktion ihres Mittelohrapparates: Trommelfelle sind nicht differenziert, Paukenhöhlen fehlen, und von den Columellen finden sich nur noch Rudimente (STADTMÜLLER, 1931). Da auch keine Columella-Fußplatte ausgebildet ist, verschließt allein das Operculum das ovale Fenster. LOMBARD und STRAUGHAN (1974) untersuchten den Mechanismus der Schalleitung bei amerikanischen Hyla-Arten. Ihren Ergebnissen zufolge übertragen der Schultergürtel, der von der Suprascapula zum Operculum ziehende Musculus opercularis und das Operculum Schallreize mit Frequenzen bis 1000 Hz. Töne oberhalb dieser Grenzfrequenz werden über den Tympanum-Columella-Mechanismus weitergeleitet. Hinweise hierfür liefern auch die Untersuchungen an der Rotbauchunke. Bei Reizung mit Kopfhörern, deren Tuben auf die Schulterregion gerichtet waren, fanden sich bei Untersuchungen von Einzelelementen keine Neuronen mit Bestfrequenzen oberhalb 800 Hz. Außerdem verschlech-

terte sich die Hörschwelle im Tieftonbereich, wenn der Schultergürtel untergetaucht war. Gegen die ausschließliche Beteiligung des Schultergürtel-Operculum-Komplexes an der Schallleitung tiefer Frequenzen spricht allerdings, daß bei Beschallung des Trommelfells über das geschlossene Kopfhörersystem Antworten von Tiefton-Neuronen auftraten. Die Schwellenwerte dieser Elemente stimmen mit den Werten bei Reizung im Freifeld überein. Außerdem ergaben eigene Untersuchungen am Ochsenfrosch (unveröffentl.), daß die Größe bzw. die Masse des Trommelfells die Höreigenschaften über den gesamten Hörbereich beeinflußt.

Wie HUBL et al. (1977), HUBL und SCHNEIDER (in Vorb.) und MOHNEKE und SCHNEIDER (in Vorb.) an Alytes o. obstetricans, Bombina v. variegata, Hyla arborea und Rana r. ridibunda nachwiesen, beeinflußt die Temperatur die Hörleistungen in erheblichem Maße. Eine Erhöhung der Körpertemperatur bis 20° C bedingt vor allem im tiefen und mittleren Frequenzbereich eine Absenkung der Hörschwellen, eine Erweiterung des Hörbereichs und bei der Gelbbauchunke Verschiebungen der Bestfrequenzen im tiefen Frequenzbereich. Das trifft auch für Bombina bombina zu, bei der Temperaturerhöhungen von 10 auf 22° C zu Steigerungen der Hörleistung führen. Die Bestfrequenz im Tiefton-Bereich erhöht sich um 100 Hz. Im gleichen Temperaturintervall nimmt die Frequenz der Paarungsrufe je nach Tiergröße um 100-150 Hz zu (LÖRCHER, 1969). Bei einer weiteren Erhöhung der Temperatur auf 28° C verbessert sich bei der Rotbauchunke die Hörleistung nur noch geringfügig.

Frequenzverschiebungen treten bei Rana temporaria nicht auf. Die volle Hörleistung erreicht der Grasfrosch bereits bei 15° C, während die anderen bisher untersuchten Arten bei etwa 20° C ihr Optimum aufweisen. Das Gehör des Grasfrosches ist offensichtlich an tiefe Temperaturen besser angepaßt als das anderer Arten. Das ist biologisch bedeutsam, da der Grasfrosch bereits bei 4° C Wassertemperatur ruft (SCHNEIDER,

1973). Die untere Rufschwelle der Rotbauchunke liegt zwischen 12,5 und 13,5° C, die obere Rufschwelle zwischen 30 und 34° C (LÖRCHER, 1969).

Bei allen bisher untersuchten Arten beeinflußt die Temperatur die Höreigenschaften im tiefen und mittleren Frequenzbereich stärker als im hohen. Der Vergleich der Verteilung der charakteristischen Frequenzen der Einzelelemente mit den Differenzkurven aus den Temperaturversuchen zeigt, daß gerade die Hochton-Elemente weniger temperaturabhängig sind. Hierfür sind mehrere Erklärungsmöglichkeiten denkbar. Die Schalleitung für tiefe und hohe Frequenzen erfolgt über getrennte Wege, die unterschiedlich temperaturanfällig sein könnten. Weiterhin könnte die Papilla amphibiorum von der Temperatur stärker beeinflußt werden als die Papilla basilaris, was auf verschiedene Stoffwechselmechanismen oder Membraneigenschaften der Sinneszellen zurückzuführen sein könnte. Außerdem könnte der unterschiedliche Temperatureffekt dadurch bedingt sein, daß die Temperatur einzelne Abschnitte des Gehirns stärker beeinflußt.

Die dritte Möglichkeit scheint wenig geeignet, die unterschiedlichen Temperatureinflüsse zu erklären, da die Hochton- und Tiefton-Elemente räumlich nicht sehr weit getrennt sind. Temperatureffekte in der Cochlea und an Primärfasern des Kaimans wiesen KAUFFMANN (1974) und SMOLDERS und KLINKE (1977) nach. Zudem zeigten LEWIS und LI (1975), daß in den Papillen des Ochsenfrosches zum Teil unterschiedliche Haarzelltypen vorkommen. WERNER (1972) zufolge hat der Mittelohrapparat von Reptilien keinen Einfluß auf das Auftreten des Temperatureffekts. Da bei Amphibien auch der Musculus opercularis an der Schalleitung beteiligt zu sein scheint, ist ein Einfluß der Temperatur in der Peripherie des Gehörs möglich. MANZ (1975) demonstrierte, daß sich mit steigender Temperatur die Fusionsfrequenzen der Muskulatur bei Anuren erhöhen.

Ein weiterer die Höreigenschaften beeinflussender Faktor ist die Jahreszeit. Während der Ruhezeit lassen sich bei der Rotbauchunke weniger Antworten auf akustische Reize registrieren als zur übrigen Jahreszeit. Außerdem ist die Spontanaktivität der akustischen Elemente reduziert. Parallelen finden sich im visuellen Bereich. Bei im Winter durchgeführten Ableitungen aus der optischen Bahn von Anuren reagieren weniger Neuronen auf optische Reize als bei Ableitungen im Sommer (EWERT, persönl. Mitteilung). Erdkröten bevorzugen im Sommer andere Beuteatrappen als im Winter. Zu diesem Verhalten finden sich neuronale Korrelate im Tectum opticum (EWERT und SIEFERT, 1974). GUTGESELL (1976) wies beim Sacculus von Eidechsen eine jahreszeitliche Veränderung der Empfindlichkeit gegenüber Sauerstoffmangel nach. Das deutet darauf hin, daß Stoffwechseleffekte die jahreszeitlichen Unterschiede steuern, die möglicherweise hormonell bedingt sind.

Im Gegensatz zu älteren Arbeiten (KAULEN et al., 1972; POTTER, 1965) zeigen die vorliegenden, an einzelnen Elementen gewonnenen Daten, daß eine Reihe von Neuronen des Torus semicircularis Spontanaktivität aufweist. Die bei der Rotbauchunke festgestellten spontanen Entladungsraten entsprechen den Werten, die FENG und CAPRANICA (1978) für Neuronen der oberen Olive von Hyla cinerea angeben. Die Spontanfrequenzen der Neuronen des Grasfrosches liegen über denen der beiden anderen Arten, auch der Anteil der spontanaktiven Elemente ist höher als bei der Rotbauchunke oder bei Hyla cinerea.

Die meisten Elemente des Hörnerven zeigen geringe Adaptation und besitzen daher ein rein tonisches Antwortmuster (vgl. Zusammenfassung: CAPRANICA, 1976). Nur wenige Fasern antworten phasisch, das heißt mit einer on-Aktivierung oder mit einer off-Aktivierung. Der Anteil der phasischen Antworten

erhöht sich im Nucleus dorsalis (FRISHKOPF und CAPRANICA, 1966) und der oberen Olive (FENG und CAPRANICA, 1978). Die Komplexität der Antwortmuster der Neuronen des Torus semicircularis übertrifft die unterer Hörzentren. Einzelzellableitungen aus dem Thalamus liegen bisher nicht vor.

Die Aufteilung der Neuronen in Tiefton-, Mittelton- und Hochton-Elemente, die in den unteren Hörzentren der meisten untersuchten Anuren-Arten nachgewiesen ist, findet sich auch im Mittelhirn. Wie die Histogramme zur Verteilung der charakteristischen Frequenzen zeigen, bestehen jedoch Artunterschiede, was die Häufigkeit der drei Neuronentypen anbetrifft. Im Mittelhirn der Rotbauchunke lassen sich weniger Mittelton-Elemente nachweisen als in den Torus-Korngebieten des Grasfrosches. Bei der letztgenannten Art stimmen die Bestfrequenzen von Tiefton- und Hochton-Elementen und zum Teil von Mittelton-Elementen mit den Frequenzanteilen der arteigenen Rufe sehr gut überein. Das trifft prinzipiell auch für die Rotbauchunke zu. Im Tieftonbereich erstaunt jedoch die hohe Zahl derjenigen Zellen, deren Bestfrequenzen unterhalb von 200 Hz liegen, also einem Frequenzband, in dem keine Ruffrequenzen auftreten. Möglicherweise handelt es sich bei einem Teil dieser Elemente um Zellen, die Informationen von Sinneszellen des Sacculus erhalten, wie sie von MOFFAT und CAPRANICA (1976) bei Bufo americanus ermittelt wurden. Da ein Teil dieser Elemente auch vibratorische Reize beantwortet, könnten sie der Wahrnehmung von niederfrequenten Geräuschen oder Erschütterungen dienen. Außerdem verursacht das Einpressen von Luft in die Lungen bei der Abgabe der Paarungsrufe bei der Rotbauchunke starke Oberflächenwellen (LÖRCHER, 1969). Da diese wie die Rufe selbst kommunikativen Wert besitzen könnten, wäre die Wahrnehmung der Oberflächenwellen biologisch sinnvoll. Durch die 100-200 Hz-Neuronen ist die Wahrnehmungsmöglichkeit gegeben.

FRISHKOPF et al. (1968) fanden bei Ochsenfröschen, die allerdings mit Urethan anästhesiert waren, im Torus semicircularis keine Neuronen, die für einzelne arteigene Rufe selektiv waren. Nach den vorliegenden Untersuchungen an wachen Rotbauchunken und Grasfröschen reagiert ein Großteil der Elemente bei Reizung mit den fünf bzw. vier arteigenen Rufen tatsächlich gleich. Diese Neuronen weisen häufig graduelle Unterschiede in der Antwortstärke auf. Etwa ein Drittel der Neuronen der Rotbauchunke und des Grasfrosches verhalten sich jedoch selektiv. Sie beantworten entweder nur bestimmte Rufe, oder es treten alternative Antwortmuster bei Reizung mit verschiedenen Ruftypen auf. Die meisten selektiven Reaktionen lassen sich durch die Frequenzeigenschaften der Neuronen erklären. Bei einigen wenigen Elementen der Rotbauchunke spielt die Dauer der Rufe eine Rolle. Beim Grasfrosch beeinflussen Zeitparameter sehr viel häufiger das Antwortverhalten der Zellen. Diese Parameter sind die Steilheit der Anstiegsamplituden und das Impulsmuster der Rufe. Da die Rufe des Grasfrosches wesentlich stärker zeitlich strukturiert sind als die der Unke, überrascht es nicht, daß die Zeitauflösung für den Grasfrosch von größerer Bedeutung ist als für die Rotbauchunke. Das gleiche scheint für die Unterscheidung der Paarungsrufe verschiedener Hyla-Arten auf zentralnervöser Ebene zuzutreffen (STRAUGhan, 1975).

Die Selektivität der Neuronen in den Kerngebieten des Torus semicircularis erstreckt sich in der Hauptsache auf die Befreiungsrufe. Elemente, die ausschließlich etwa nur den Paarungsruf beantworteten, traten nicht auf. "Paarungsruf-Detektoren" scheinen demnach im Mittelhirn nicht lokalisiert zu sein.

Eine ähnliche Auftrennung findet sich bei den Hirnarealen von Fischen und Tetrapoden, die im Dienste der Rufproduktion stehen. Durch elektrische Reizung im Mittelhirn lassen sich bei Rana pipiens Befreiungsrufe auslösen (SCHMIDT, 1966). In Streßsituationen abgegebene Rufe werden durch Stimulation des Mittelhirns beim Krötenfisch, Opsanus beta (DEMSKI und GERALD, 1972), beim Redwinged Blackbird, Agelaius phoeniceus (BROWN, 1965 und 1971), beim Tockay Gecko, Gecko gecko (KENNEDY, 1975) und beim Sqirrel Monkey, Saimiri sciureus (JÜRGENS und PLOOG, 1970) ausgelöst. Die komplexeren Ruftypen, die zum Beispiel der Paarbildung und -bindung dienen, scheinen der Kontrolle höherer Hirnzentren zu unterstehen. Hinweise hierfür fanden sich zum Beispiel bei Untersuchungen an einigen Anurenarten. Durch elektrische Stimulation der Regio praeoptica des Diencephalon lassen sich bei Bufo americanus (SCHMIDT, 1968), Hyla arborea savignyi (KNORR, 1976) und Rana pipiens (SCHMIDT, 1968; WADA und GORBMAN, 1977) Paarungsrufe auslösen. Ob "Paarungsruf-Detektoren" ebenfalls im Zwischenhirn lokalisiert sind, müssen Untersuchungen an einzelnen akustischen Neuronen in diesem Hirnabschnitt zeigen.

E. Zusammenfassung

1. Die Ableitung von Vielzellaktivitäten und Einzelzellantworten aus dem Torus semicircularis der Rotbauchunke und des Grasfrosches erlaubt Aussagen über funktionelle Eigenschaften des Hörkerns des Mittelhirns.

2. Der Hörbereich der Rotbauchunke reicht bei einer Körpertemperatur von 21° C bis 2400-3000 Hz. Die Audiogramme weisen Schwellenerniedrigungen bei 300-450 Hz, 700-900 Hz und 1200-1700 Hz auf. Die größte Empfindlichkeit besitzt das Gehör im tiefen Frequenzbereich.

3. Die Audiogramme von der Rotbauchunke und vom Grasfrosch zeigen eine starke Abhängigkeit von der Körpertemperatur. Temperaturerhöhungen bewirken bei beiden Arten Schwellenerniedrigungen und bei der Unke Frequenzverschiebungen im Tief- und Mittelton-Bereich.

4. Etwa 50 % der akustischen Neuronen im Mittelhirn der Rotbauchunke und 60-70 % der Neuronen des Grasfrosches sind spontanaktiv. Der Anteil der spontanaktiven Elemente verringert sich im Winter. Die Spontanfrequenzen liegen zwischen 0,1 und 15,3 Impulsen/s.

5. Die tonischen und phasischen Grundantworten, die als Aktivierung oder als Hemmung auftreten, sind häufig zu Antwortmustern kombiniert.

6. Die Verteilung der charakteristischen Frequenzen der Elemente deckt sich mit den Frequenzanteilen der Rufe. Die gemessenen $Q_{10\ dB}$-Werte liegen im Bereich von 0,29 bis 4,5, bei einem Neuron bei 7,5.

7. Die Schwellenkurven haben zumeist einen V-förmigen, seltener einen W-förmigen Verlauf. Neben zusammenhängenden Reaktionsarealen finden sich geteilte Reaktionsräume, deren Antworten sich alternativ verhalten.

8. Die Intensitätskennlinien lassen sich zwei etwa gleich häufigen Haupttypen zuordnen: Kennlinien, die stetig ansteigen oder einen Sättigungswert erreichen und Extremwertkennlinien.

9. Neben sehr kurzen Latenzzeiten von 5-10 ms treten Antworten mit einer Latenz von bis zu 300 ms auf.

10. Die optimalen Impulsauflöseraten decken sich mit der zeitlichen Struktur der arteigenen Rufe.

11. Mehr als die Hälfte der Elemente erhält Informationen von beiden Ohren. Der Vergleich von Antworten auf monaurale und binaurale Reize demonstriert die Wirkung der binauralen Verrechnung.

12. Etwa 50 % der Neuronen der Rotbauchunke und etwa 75 % der Neuronen des Grasfrosches beantworten die arteigenen Rufe. Ein Teil der Neuronen zeigt graduelle Unterschiede oder alternative Reaktionen bei Reizung mit den verschiedenen arteigenen Rufen. Einige Elemente beantworten selektiv nur die Befreiungsrufe. Das Antwortverhalten bei Stimulation mit den Rufen kann zumeist durch die Ergebnisse der Reizung mit artifiziellen Signalen erklärt werden. Graduelle Unterschiede, alternative oder selektive Antworten sind in der Hauptsache auf die Frequenzeigenschaften der Elemente zurückzuführen. Bei einigen Neuronen spielt allerdings die zeitliche Struktur der Rufe die entscheidende Rolle.

F. Literaturverzeichnis

1. ALFS, B., SCHNEIDER, H.: Vergleichend anatomische Untersuchungen am Labyrinth zentraleuropäischer Froschlurch-Arten (Anura). Z. Morph. Tiere 76, 129-143 (1973)

2. BIBIKOV, N.G.: The dependence of the reactions of the binaural neurons in the auditory system of the frog upon the interaural intensity difference. Sechenov Physiol. J. USSR 60, 724-732 (1974a)

3. BIBIKOV, N.G.: Neuronal impulse activity in torus semicircularis of the frog Rana temporaria. J. Evol. Biochem. and Physiol. 10, 40-47 (1974b)

4. BIBIKOV, N.G.: Dependence of the binaural neurons reaction in the frog torus semicircularis on the interaural phase difference. Sechenov Physiol. J. USSR 63, 365-373 (1977)

5. BROWN, J.L.: Vocalization evoked from the optic lobe of a songbird. Science 149, 1002-1003 (1965)

6. BROWN, J.L.: An exploratory study of vocalization in the brain of the redwinged blackbird (Agelaius phoeniceus). Behaviour 39, 91-127 (1971)

7. BRZOSKA, J., WALKOWIAK, W., SCHNEIDER, H.: Acoustic communication in the grass frog (Rana t. temporaria L.): calls auditory thresholds and behavioral responses. J. comp. Physiol. 118, 173-186 (1977)

8. CAPRANICA, R.R.: The evoked vocal response of the bullfrog: a study of communication by sound. Research monograph No. 33, Cambridge, Mass.: M.I.T. Press 1965

9. CAPRANICA, R.R.: Vocal response of the bullfrog to natural and synthetic mating calls. J. acoust.Soc. Amer. 40, 1131-1139 (1966)

10. CAPRANICA, R.R.: Morphology and physiology of the auditory system, pp. 551-575. In: Frog neurobiology (Hrsg.: R. Llinás und W. Precht), Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1976

11. CAPRANICA, R.R., MOFFAT, A.J.M.: Excitation, inhibition and "disinhibition" in the inner ear of the toad (Bufo). J. acoust. Soc. Amer. 55, 480 (1974a)

12. CAPRANICA, R.R., MOFFAT, A.J.M.: Evidence for mechanical origin of peripheral inhibition in the anuran inner ear (Bufo americanus). J. acoust. Soc. Amer. 55, Suppl., p. S 85 (1974b)

13. CAPRANICA, R.R., MOFFAT, A.J.M.: Selectivity of the peripheral auditory system of spadefoot toads (Scaphiopus couchi) for sounds of biological significance. J. comp. Physiol. 100, 231-249 (1975)

14. DEMSKI, L.S., GERALD, J.W.: Sound production evoked by electrical stimulation of the brain in toadfish (Opsanus beta). Anim. Behav. Monogr. 20, 507-513 (1972)

15. EWERT, J.-P., SIEFERT, G.: Neuronal correlates of seasonal changes in contrast-detection of prey-catching behaviour in toads (Bufo bufo L.). Vision Res. 14, 431-432 (1974)

16. FENG, A.S., CAPRANICA, R.R.: Sound localization in anurans. I. Evidence of binaural interaction in the dorsal medullary nucleus of the bullfrog (Rana catesbeiana). J. Neurophysiol. 39, 871-881 (1976)

17. FENG, A.S., CAPRANICA, R.R.: Sound localization in anurans. II. Binaural interaction in superior olivary nucleus of the green tree frog (Hyla cinerea). J. Neurophysiol. 41, 43-54 (1978)

18. FENG, A.S., NARINS, P.M., CAPRANICA, R.R.: Three populations of primary auditory fibers in the bullfrog (Rana catesbeiana): their peripheral origins and frequency sensitivities. J. comp. Physiol. 100, 221-229 (1975)

19. FRISHKOPF, L.S., GOLDSTEIN, M.H. Jr.: Responses to acoustic stimuli from single units in the eigth nerve of the bullfrog. J. acoust. Soc. Amer. 35, 1219-1228 (1963)

20. FRISHKOPF, L.S., CAPRANICA, R.R.: Auditory responses in the medulla of the bullfrog: comparison with eigth-nerve responses. J. acoust. Soc. Amer. 40, 1262-1263 (1966)

21. FRISHKOPF, L.S., CAPRANICA, R.R., GOLDSTEIN, M.H. Jr.: Neural coding in the bullfrog's auditory system - a teleological approach. Proc. IEEE 56, 969-980 (1968)

22. GERHARDT, H.C.: The significance of some spectral features in mating call recognition in the green tree frog (Hyla cinerea). J. exp. Biol. 61, 229-241 (1974)

23. GERHARDT, H.C.: Discrimination of intermediate sounds in a synthetic call continuum by female green tree frogs. Science, 199, 1089-1091 (1978)

24. GUTGESELL, V.J.: Seasonal variation in the anoxia sensitivity of the lizard saccule. Comp. Biochem. Physiol. A 54, 407-408 (1976)

25. HEINZMANN, U.: Untersuchungen zu Bioakustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans (Laur.). Oecologia (Berl.) 5, 19-55 (1970)

26. HUBL, H., MOHNEKE, R., SCHNEIDER, H.: Temperature dependence of auditory thresholds in two central European anurans, Bombina variegata variegata (L.) and Rana ridibunda ridibunda Pall. (Amphibia), and its relation to caling. Behav. Process. 2, 305-314 (1977)

27. HUBL, L., SCHNEIDER, H.: Temperature and auditory thresholds: bio-acoustic studies in the marsh frog, Rana r. ridibunda pallas, and two subspecies of the tree frog, Hyla a. arborea (L.) and Hyla a.savignyi (Anura, Amphibia). (in Vorb.)

28. JÜRGENS, U., PLOOG, D.: Cerebral representation of vocalization in the squirrel monkey. Exp. Brain Res. 10, 532-554 (1970)

29. KAUFFMANN, G.: Zur Abhängigkeit der Cochleapotentiale des Kaimans vom Stoffwechsel, von aktiven Transporten und von der Temperatur. J. comp. Physiol. 90, 245-273 (1974)

30. KAULEN, R., LIFSCHITZ, W., PALAZZI, C., ADRIAN, H.: Binaural interaction in the inferior colliculus of the frog. Exp. Neurol. 37, 469-480 (1972)

31. KENNEDY, C.: Vocalization elicited in a lizard by electrical stimulation of the midbrain. Brain Res. 91, 321-325 (1975)

32. KIANG, N.Y.-S.: Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve. Cambridge, Mass.: M.I.T. Press. 1965

33. KNORR, A.: Central control of mating call production and spawning in the tree frog Hyla arborea savignyi (Audouin): results of electrical stimulation of the brain. Behav. Process. 1, 295-317 (1976)

34. LEWIS, E.R., LI, C.W.: Hair cell-types and distributions in otholithic and auditory organs of the bullfrog. Brain Res. 83, 35-50 (1975)

35. LIFF, H.: Responses from single auditory units in the eigth nerve of the leopard frog. J. acoust. Soc. Amer. 45, 512-513 (1969)

36. LITTLEJOHN, M.J., WATSON, G.F.: Mating call discrimination and phonotaxis by females of the crinia laevis complex (Anura: Leptodactylidae). Copeia, 171-175 (1974)

37. LOFTUS-HILLS, J.H., LITTLEJOHN, M.J.: Pulse repetition rate as the basic for mating call discrimination by two sympatric species of Hyla. Copeia, 154-156 (1971)

38. LOMBARD, R.E., STRAUGHAN, I.R.: Functional aspects of anuran middle ear structures. J. Exp. Biol. 61, 71-93 (1974)

39. LÖRCHER, K.: Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, Bombina bombina (L.) und Bombina v. variegata (L.). Oecologia (Berl.) 3, 84-124 (1969)

40. LÖRCHER, K., SCHNEIDER, H.: Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte Bufo calamita (Laur.), und der Wechselkröte, Bufo v. viridis (Laur.). Z. Tierpsychol. 32, 506-521 (1973)

41. MANZ, R.: Die Fusionsfrequenzen der Kehlkopfmuskeln und eines Beinmuskels in Abhängigkeit von der Temperatur bei europäischen Froschlurchen (Anura). Zool. Jb. Physiol. 79, 221-245 (1975)

42. MOFFAT, A.J.M., CAPRANICA, R.R.: Sensory processing in the peripheral auditory system of treefrogs (Hyla). J. acoust. Soc. Amer. 55, 480 (1974)

43. MOFFAT, A.J.M., CAPRANICA, R.R.: Auditory sensitivity of the saccule in the American toad (Bufo americanus). J. comp. Physiol. 105, 1-8 (1976)

44. MOHNEKE, R., SCHNEIDER, H.: Effect of temperature upon auditory thresholds in two anuran species, Bombina variegata variegata (L.) and Alytes obstetricans obstetricans (Laur.) (Amphibia, Discoglossidae) (in Vorb.)

45. MUDRY, K.M., CONSTATINE-PATON, M., CAPRANICA, R.R.: Auditory sensitivity of the diencephalon of the leopard frog Rana p. pipiens. J. comp. Physiol. 114, 1-13 (1977)

46. NARINS, P.M., CAPRANICA, R.R.: Sexual differences in the auditory system of the treefrog, Eleutherodactylus coqui. Science 192, 378-380 (1976)

47. POTTER, H.D.: Patterns of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. J. Neurophysiol. 28, 1155-1184 (1965)

48. SCHMIDT, R.S.: Central mechanisms of frog calling. Behaviour 26, 251-285 (1966)

49. SCHMIDT, R.S.: Preoptic activation of frog mating behavior. Behaviour 30, 239-257 (1968)

50. SCHNEIDER, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Dicoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 57, 114-136 (1966)

51. SCHNEIDER, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). Bonn.Zool. Beitr. 24, 51-61 (1973)

52. SCHNEIDER, H.: Acoustic behavior and physiology of vocalization in the european tree frog, Hyla arborea (L.), pp. 295-335. In: The reproductive biology of amphibians (Hrsg.: O.H. Taylor und S.I. Guttman), Plenum Publishing Corporation 1977

53. SMOLDERS, J., KLINKE, R.: Effect of temperature changes on tuning properties of primary auditory fibres in caiman and cat, pp. 125-126. In: Inner Ear Biology.: (Hrsg.: Portmann, M. und Aran, J.M.), Insern Symposia Series, Vol. 68, Institut National De La Sante et De La Recherche Medicale, Paris 1977

54. STADTMÜLLER, F.: Varianten im Mittelohrgebiet bei Bombinator (Columella auris, Hyalbogenspange, Tuba auditiva). Gegenbaur's Morphol. Jahrb. 66, 196-219 (1931)

55. STRAUGHAN, I.R.: An analysis of the mechanisms of mating call discrimination in the frogs Hyla regilla and H. cadaverina. Copeia, 415-424 (1975)

56. WADA, M., GORBMAN, A.: Mate calling induced by electrical stimulation in freely moving leopard frogs, Rana pipiens. Hormones and Behavior 9, 141-149 (1977)

57. WAHL, M.: Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches Rana esculenta (L.). Oecologia (Berl.), 14-55 (1969)

58. WEBER, E.: Vergleichende Untersuchungen zur Bioakustik von Discoglossus pictus, Otth.1837 und Discoglossus sardus, Tschudi 1837 (Discoglossidae, Anura). Zool. Jb. Physiol. 78, 40-84 (1974)

59. WERNER, Y.L.: Temperature effects on inner-ear sensitivity in six species of iguanid lizards. J. Herpetology 6, 147-177 (1972)

Lebenslauf

11.5.1952	geboren in Oer-Erkenschwick als Sohn der Eheleute Karl Walkowiak, Revier-steiger i.R., und Elisabeth, geborene Lüdiger
ab 1958	Besuch der katholischen Volksschule (Westerbachschule) in Oer-Erkenschwick
1962	Wechsel auf das Städtische Neusprachli-che Gymnasium für Jungen und Mädchen in Datteln/Westfalen
Juni 1970	Abitur
WS 1970	Beginn des Biologie-Studiums an der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Uni-versität Bonn
Oktober 1971	Verpflichtung für 10 Jahre beim zivilen Bevölkerungsschutz
Oktober 1972	Vordiplom
Juni 1976	Abschluß des Studiums mit dem Diplom und Beginn der Dissertation
April 1978	Anstellung als Verwalter der Stelle eines wissenschaftlichen Assistenten am Zoologischen Institut der Univer-sität Bonn